ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

10

ОКТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

УДК 581.9; 582.4

© Ю. В. Гамалей, М. В. Пахомова, Д. Р. Баташев, А. В. Разумовская,
О. В. Войцеховская, С. Н. Шереметьев

СИМПЛАСТНЫЕ И АПОПЛАСТНЫЕ ДВУДОЛЬНЫЕ

Yu. V. GAMALEI, M. V. PAKHOMOVA, D. R. BATASHEV, A. V. RAZUMOVSKAYA,
O. V. VOITSEKHOVSKAJA, C. N. SCHEREMETJEV.

SYMPLASTIC AND APOPLASTIC DICOTYLEDONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gamalei@mail15.com

Поступила 22.03.2005

Описан набор структурных и функциональных признаков симпластных и апопластных двудольных. Построены их эволюционные ряды с выделением структурных типов терминальных пучков. Составлен ключ для их определения. По материалам сравнительных таксономических исследований выяснен спектр типологического разнообразия для семейств и подклассов двудольных. Составлено и проанализировано распределение выделенных типов симпластных и апопластных растений вдоль основных филогенетических линий двудольных. Показано усиление темпов дифференциации структурно-функциональных типов двудольных, адекватное росту темпов экологической дифференциации среды обитания. Обсуждаются различия экологического диапазона симпластных и апопластных растений. По результатам сравнительных исследований предложен новый подход к экологической классификации двудольных, основанный на совокупности морфологических, анатомических и физиологических признаков.

Ключевые слова: симпластные двудольные, апопластные двудольные, терминальные пучки, транспорт ассимилятов, дифференциация, интеграция, дивергенция, конвергенция, эволюция.

2 группы растений, различающиеся комплексом признаков терминальных пучков листа, были описаны на материале сравнительных исследований древесных и травянистых представителей двудольных (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 1974). Наиболее фундаментальные среди обнаруженных различий относятся к структуре терминальных комплексов флоэмы и к способу их загрузки ассимилятами — по симпласту или через апопласт (рис. 1). Представители этих групп растений стали именоваться соответственно симпластными и апопластными двудольными (Гамалей, 1974; Гамалей, Пахомова, 1983а, б, 1984). Далее в процессе более углубленного сравнительного анализа список структурных и функциональных различий рос, достигнув на уровне морфологии биоморф (Гамалей, 1985; Gamalei, 1989, 1991), а на уровне молекулярных процессов — механизмов регуляции синтеза транспортных форм сахаров (Voitsekhovskaja, 2002). Параллельно с данными о морфологических, анатомических, физиологических и биохимических различиях симпластных и апопластных двудольных накапливались сведения о таксономическом и эколого-географическом их распространении (Гамалей, 1990, 2000). Выяснилось, что они сформировались в разные геологические эпохи и в ходе становления диаметрально противоположных типов растительности, базирую-

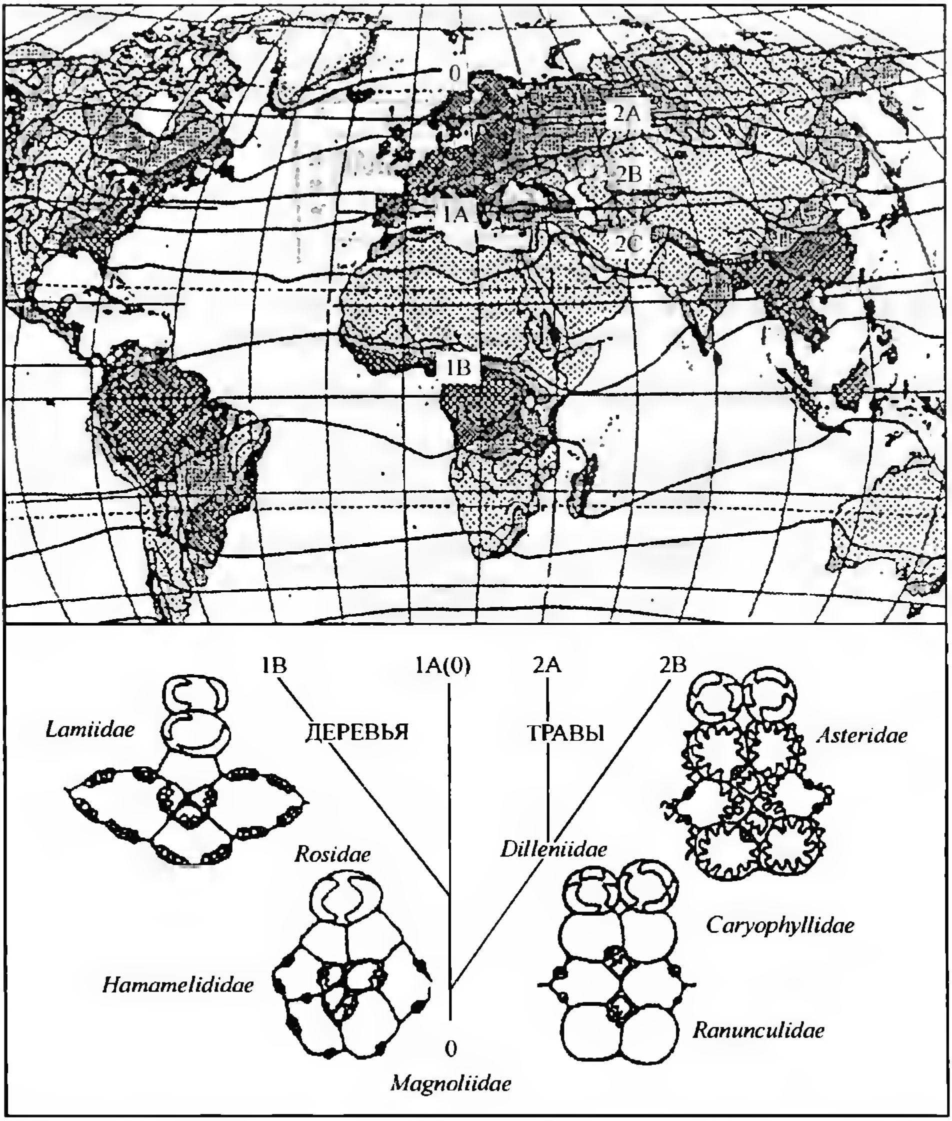


Рис. 1. Дивергентная эволюция симпластного и апопластного синдромов двудольных растений; география современного распределения групп двудольных с соответствующими типами терминальных пучков.

Типы терминальных пучков: 0 — анцестральный симпластно-апопластный, 1А — примитивный симпластный, 1В — продвинутый симпластный, 2А — примитивный апопластный, 2В — продвинутый апопластный.

щихся на доминировании древесных или травянистых форм (Гамалей, 2003а, б, 2004).

Сравнительные таксономические исследования терминальных пучков листа двудольных были инициированы в 1970-е годы (*Fabaceae*, *Asteraceae* и др.: Pate, Gunning, 1969, 1972; *Oleaceae*: Гамалей, 1974). После выборочного обследования отдельных групп двудольных (Гамалей, Пахомова, 1983а, б) и создания предварительной типологии и базы данных (Гамалей, 1984, 1985, 1988; Гамалей, Пахомова, 1984) была осознана необходимость более детального обследования всего комплекса признаков терминальных пучков по ведущим семействам двудольных. Программа сравнительных исследований была сформулирована и постепенно реализовалась (Гамалей, 1985, 1988, 1990; Gamalei, 1989, 1991). В дальнейшем к ее разработке подключились другие иселедовательские группы, в результате появилась серия публикаций, посвященных анализу разнообразия типов терминальных пучков в ряде семейств двудольных (*Fabaceae*: Watson et al., 1977; *Lamiaceae*: Гамалей, Пахомова, 1983б; Fisher 1986; *Scrophulariaceae*: Turgeon et al., 1993; *Acanthaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* и др.: Баташев, 1997; *Gentianaceae*: Баташев, Гамалей, 2000; *Celastraceae*: Turgeon et al., 2001; *Apocynaceae*: Баташев, Гамалей, 2004).

В предлагаемой читателю статье анализируется распространение симпластных и апопластных синдромов разной продвинутости в кругу изученных на данный момент семейств двудольных. Основу списка обследованных видов составили представители флоры России и сопредельных территорий. Виды пантропических семейств изучены на материале иитродуцентов из коллекций ботанических садов или получены в виде фиксированных образцов от зарубежных коллег.

Методический подход к типологии двудольных

Ключ для диагностики типов терминальной флоэмы разработан и апробирован в предыдущие годы в ходе сравнительного анализа анатомических признаков терминальных пучков у 2500 видов двудольных (Гамалей, Пахомова, 1983а; Гамалей, 1988, 1990; Баташев, 1997; Баташев, Гамалей, 2005). Кратко он может быть представлен в виде следующей таблицы (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Типология терминальных пучков, диагностические признаки типов

Типы (уровни специализации)	Направления специализации	
	1. Симпластное	2. Апопластное
Анцестральный симпластно-апопластный 0	Признаки промежуточные, нестабильные. КС нечетко идентифицируются с СЭ. Отношение КС/СЭ варьирует. Редукция мелких окончаний. Гипертрофия механических обкладок пучков. Выделение двух направлений эволюции (типы 0—1А и 0—2А) затруднительно	
Примитивные: симпластный 1А, апопластный 2А	СЭ в центре в окружении КС. Отношение КС/СЭ, близкое к 1. Лабиринт эндоплазматической сети и мелкие плазмодесменные поля в КС, их пластиды — редуцированные хлоропласты	Флоэма многорядная. Отношение КС/СЭ, близкое к 2. Апоплазматический лабиринт в КС отсутствует, плазмодесмы единичные, пластиды — хлоропласты
Продвинутые: симпластный 1В, апопластный 2В	Тангенциальное развитие флоэмы в пучках. Отношение КС и СЭ — 1 : 1. КС открытого типа (intermediary cells). Фланговые КС более крупные с лабиринтом эндоплазматической сети, плазмодесменными полями, лейкопластами	Радиальное развитие флоэмы в пучках с чередованием собирающих комплексов и флоэмной паренхимы. Отношение КС и СЭ — 2 : 1. КС закрытого типа (transfer cells) с апоплазматическим лабиринтом и хлоропластами
Вторичный симпластно-апопластный 1В/2В	Часть комплексов КС/СЭ имеет симпластный аппарат загрузки (intermediary cells, эндоплазматический лабиринт, плазмодесменные поля, лейкопласты), часть — апопластный (transfer cells, апоплазматический лабиринт, хлоропласты)	

ТАБЛИЦА 2

Структурные и функциональные различия листа симпластных и апопластных двудольных

Признаки	Симпластные двудольные	Апопластные двудольные
Структурные различия листа		
Тканевая симметрия	Дорсивентральная	Изолатеральная
Распределение устьиц	Гипостоматное	Амфистоматное
Структура пластинки	Мультидоменная, гетеробарическая	Монодоменная, изобарическая
Водозапасающие ткани	Покровные	Внутренняя паренхима
Терминальные пучки	Древесного типа	Травянистого типа
Паренхимная обкладка пучков	Собирательная, загружающая флоэму	Распределительная, разгружающая ксилему
Отношение КС/СЭ во флоэме	1 : 1, КС/СЭ	2 : 1, КС/СЭ/КС
Клетки-спутники СЭ	Открытые (intermediary cells)	Закрытые (transfer cells)
Пластиды спутников СЭ	Лейкопласты	Хлоропласты
Функциональные различия		
Кольцо паренхимного транспорта в листе:	Нормальное:	Инвертированное:
Разгрузка ксилемы	Апопластная	Симпластная
Загрузка флоэмы	Симпластная	Апопластная
Основные транспортные сахара	Олигосахариды	Дисахариды
Ферменты углеводного синтеза		
Источник давления во флоэме	Конвертирование сахаров	Концентрирование сахаров
Фотосинтетический метаболизм	C_3-	C_3-, C_4-, САМ-
Корреляция фотосинтез/рост	>0.5	<0.5
Крахмалонакопление в листе	Повышенное	Пониженное
Доминанта энергетического баланса	Рост	Поддержание
Функциональные осцилляции	Асинхронные для ареолей	Синхронные

Комплекс дополнительных признаков. В качестве дополнительного критерия может быть использована совокупность структурных и функциональных признаков листа, коррелирующих с типами терминальной флоэмы (табл. 2). Их полный набор подробно описан в статье, посвященной вопросам эволюции листа двудольных (Гамалей, 2004б).

Результаты исследований

Результаты законченного на данный момент типологического обследования семейств и подклассов двудольных сведены вместе в табл. 3, характеризующей диапазон разнообразия типов терминальных пучков и направления их эволюции в конкретных семействах и подклассах. Цифрами отмечено число изученных таксонов в семействах (числитель — число родов, знаменатель — число видов).

ТАБЛИЦА 3

Распределение типов терминальных пучков по подклассам и семействам двудольных

Подклассы	Семейства	Типы терминальных пучков				
		1B	1A	0	2A	2B
Magnoliidae	*Magnoliaceae*			2/4		
	Winteraceae			1/1		
	Annonaceae			2/5		
	Aristolochiaceae			1/1		
	Piperaceae			2/3		
	Lauraceae			1/1		
Nymphaeidae	*Nymphaeaceae*			1/1		
Ranunculidae	*Berberidaceae*			2/2		
	Ranunculaceae			18/28		
	Paeoniaceae			1/2		
	Papaveraceae			5/9		
Caryophyllidae	*Phytolaccaceae*			1/1		
	Aizoaceae				1/1	
	Portulacaceae				2/2	
	Caryophyllaceae				11/21	
	Amaranthaceae				1/2	
	Chenopodiaceae				15/24	
	Polygonaceae				9/14	
	Plumbaginaceae					6/9
Hamamelididae	*Hamamelidaceae*			4/4		
	Platanaceae		1/1			
	Buxaceae		1/1			
	Fagaceae		3/10			
	Betulaceae		4/8			
	Juglandaceae		3/9			
Dilleniidae	*Theaceae*			1/1		
	Clusiaceae		1/1			
	Hypericaceae	2/3				
	Clethraceae	1/2				
	Ebenaceae	1/2	1/2			
	Ericaceae			14/17		
	Empetraceae			1/2		
	Sapotaceae			3/6		
	Primulaceae			2/9	5/7	5/9
	Violaceae			1/3		
	Passifloraceae			1/1		
	Tamaricaceae			1/1	1/1	1/1
	Salicaceae			4/9		
	Cucurbitaceae	8/11				
	Brassicaceae				15/21	5/7
	Cistaceae				1/1	1/2
	Tiliaceae		1/2	2/2		
	Malvaceae		5/7			
	Ulmaceae		2/2			
	Moraceae			3/3		
	Cannabaceae			1/1		
	Urticaceae			1/2		
	Euphorbiaceae			4/5		

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Подклассы	Семейства	Типы терминальных пучков				
		1B	1A	0	2A	2B
Rosidae	*Saxifragaceae*			2/15	1/3	
	Crassulaceae				5/8	
	Grossulariaceae			1/3		
	Rosaceae			18/30	3/5	
	Rhizophoraceae			1/1		
	Combretaceae	4/8				
	Lythraceae		2/2			
	Onagraceae	7/10				
	Myrtaceae	4/4				
	Caesalpiniaceae				17/29	
	Mimosaceae					6/9
	Fabaceae				17/27	29/57
	Aceraceae		1/4			
	Tropaeolaceae				1/1	
	Rutaceae		6/8	2/3		
	Meliaceae			3/5		
	Linaceae					1/3
	Geraniaceae			1/1	2/3	2/5
	Balsaminaceae					1/2
	Zygophyllaceae			1/1	2/4	
	Nitrariaceae			1/2		
	Celastraceae	4/6				
	Rhamnaceae			3/5		
	Proteaceae			4/4		
	Vitaceae	2/3				
Cornidae	*Hydrangeaceae*	2/4				
	Davidiaceae			1/1		
	Cornaceae		2/3	1/1		
	Garryaceae		1/1			
	Araliaceae		4/4			
	Apiaceae			1/1	5/6	2/3
	Viburnaceae			1/2		
	Caprifoliaceae		3/3	1/1		
	Valerianaceae				1/2	1/2
	Dipsacaceae					3/6
Asteridae	*Campanulaceae*			5/6	3/5	
	Lobeliaceae			1/1	1/1	
	Asteraceae					43/67
Lamiidae	*Loganiaceae*		1/1			
	Gentianaceae			1/1	9/16	1/4
	Rubiaceae	13/14	1/2	5/5	1/1	5/11
	Apocynaceae	8/8	6/6	1/2	2/3	
	Asclepiadaceae			5/5	2/2	
	Solanaceae				7/12	6/8
	Convolvulaceae				4/9	
	Polemoniaceae				1/1	1/3
	Boraginaceae				3/5	15/19
	Oleaceae	7/11				
	Buddlejaceae	2/6				
	Scrophulariaceae	10/18	1/1	3/11	4/7	9/12

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Подклассы	Семейства	Типы терминальных пучков				
		1B	1A	0	2A	2B
Lamiidae	*Lentibulariaceae*		2/3			
	Gesneriaceae	4/4				
	Plantaginaceae				1/1	1/3
	Bignoniaceae	8/14				
	Acanthaceae	8/10				
	Verbenaceae	10/11				
	Lamiaceae	28/47				

Обсуждение

Таксоноспецифичность изученных признаков

Все структурные признаки, заложенные в типологию, оказались практически не варьирующими в пределах вида. Их качественных различий на уровне экологических рас вида не обнаружено. На уровне рода тип специализации тоже оказался довольно стабильным. Только в нескольких (*Gentiana*, *Plantago*, *Solanum*, *Veronica*) из более чем 700 изученных родов были найдены видовые различия на уровне близких структурных подтипов, входящих в один общий тип. Вопрос таксоноспецифичности признаков для семейств значительно более сложен (табл. 3). Многие семейства двудольных, в том числе такие крупные, как *Asteraceae*, *Lamiaceae*, тоже удивительно монотипны, даже на фоне разнообразия биоморф. В части изученных семейств иабор типов ограничивался двумя-тремя ближайшими подтипами одного типа (*Boraginaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae*), т. е. если не уровень, то хотя бы направление эволюции терминалей сохранялось специфичным для семейства. И лишь в немногих продвинутых семействах, занимающих узловое положение в системе и гетерогенных по многим морфологическим признакам (*Apocynaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*), изученные виды выстраивались вдоль обоих направлений дивергентной специализации пучков (рис. 1; табл. 1, 2), образуя 2 эволюционные ветви.

Тенденции дифференциации симпластного и апопластного синдромов

Из анализа табл. 3 очевидно, что дифференциация типов внутри семейств и подклассов нарастает в ходе эволюции двудольных, достигая наибольшей выраженности в самых молодых по возрасту подклассах *Asteridae* и *Lamiidae* (рис. 1). Процессы дифференциации обычно описываются экспоненциальными кривыми. Полученные распределения типов терминальных пучков вдоль филогенетических линий двудольных в целом носят экспоненциальный характер, но для четкой картины набор изученных видов безусловно недостаточен.

Уровень дифференциации двудольных в направлении выраженности признаков симпластного и апопластного синдромов, нарастающий в процессе дивергентной эволюции, позволяет выделить анцестральную группу симпластно-апопластных растений (тип 0), к которой относятся представители палеодвудольных (prodicots: Angiosperm Phylogeny Group, 1998), и внутри каждой из линий структурно-функциональной специализации группы примитивных (типы 1А и 2А) и продвинутых (типы 1В и 2В) в том или другом направлении настоящих двудольных (eudicots). Тенденции структурно-функциональной дифференциации получают более очевидное развитие среди настоящих двудольных, особенно в подклассах *Asteridae* и *Lamiidae* (табл. 3). Семейства этих подклассов представлены и большей вероятностью встречаемости обоих продвинутых типов, и большей численностью относящихся к ним видов. Тип 0 является собирательным и не ограниченным ясно, его признаки в корневых таксонах класса, подклассов и семейств могут в деталях различаться, в некоторых из них он вообще не обнаружен вследствие либо неудачной выборки видов, либо их утраты в современных флорах. В более продвинутых таксонах двудольных представители изученных филогенетических линий демонстрируют ярко выраженный параллелизм в эволюции типов пучков и листовой анатомии в целом. В результате продвинутые симпластные и апопластные двудольные демонстрируют стандартный набор легко диагностируемых признаков структуры пучков, проблем с определением типа терминальных пучков в этих группах растений не было (табл. 1).

В подклассах *Magnoliidae*, *Nymphaeidae*, *Ranunculidae* встречаемые варианты структуры терминальных пучков не выходят за пределы анцестрального для двудольных типа (0, табл. 3). В подклассе *Hamamelididae* равнообразие типов ограничено нулевым и примитивным симпластным типом, в подклассе *Caryophyllidae* — нулевым и примитивным апопластным. В более продвинутых подклассах *Dilleniidae* и *Rosidae* во многих семействах появляются линии эволюции от нулевого до продвинутого симпластного либо апопластного типа, но весь типологический ряд находится в пределах одного направления эволюции. И только в самых продвинутых и эволюционно молодых подклассах *Lamiidae* и *Asteridae* есть семейства, эволюция терминальных пучков внутри которых стала дифференцированной на 2 контрастных направления специализации (табл. 3).

Встречаемость среди представителей семейства обоих продвинутых типов, венчающих эволюцию в каждом из направлений (сем. *Apocynaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*), могла бы быть поводом для размышлений о естественности таких семейств, в пользу чего свидетельствуют как будто и многочисленные попытки их дробления систематиками. Но возможно и другое объяснение, основанное на усилении темпов и степени дифференциации по мере филогенеза двудольных (табл. 3). Уровень дифференциации, несомненно, связан с темпом развития таксона, его возрастом, с усиливающейся дифференциацией среды обитания. Все более расходящиеся по набору признаков продвинутые типы могут быть представлены значительно бóльшим числом видов, чем примитивные и анцестральные, в отдельных филогенетических ветвях вовсе со временем утраченные.

Вторичные симплвстно-апопластные рекомбинации

Параллельно с дифференциацией терминальных комплексов флоэмы у деревьев и трав их встречно направленные морфологические трансформации могут проявляться в вариантах конвергенции — вторичного комбинирования продвинутых признаков (Гамалей, 2004а). Процессы интеграции (конвергенции) наблюдаются на фоне высокой специализации признаков; они вторичны относительно процессов дифференциации (дивергенции). Наиболее распространенные комбинации — симпластный аппарат загрузки в одних КС/СЭ комплексах и апопластный в других внутри одного пучка (тип 1В/2В, табл. 1). Примеры терминальных пучков, сочетающих продвинутые признаки симпластного и апопластного синдромов, демонст-

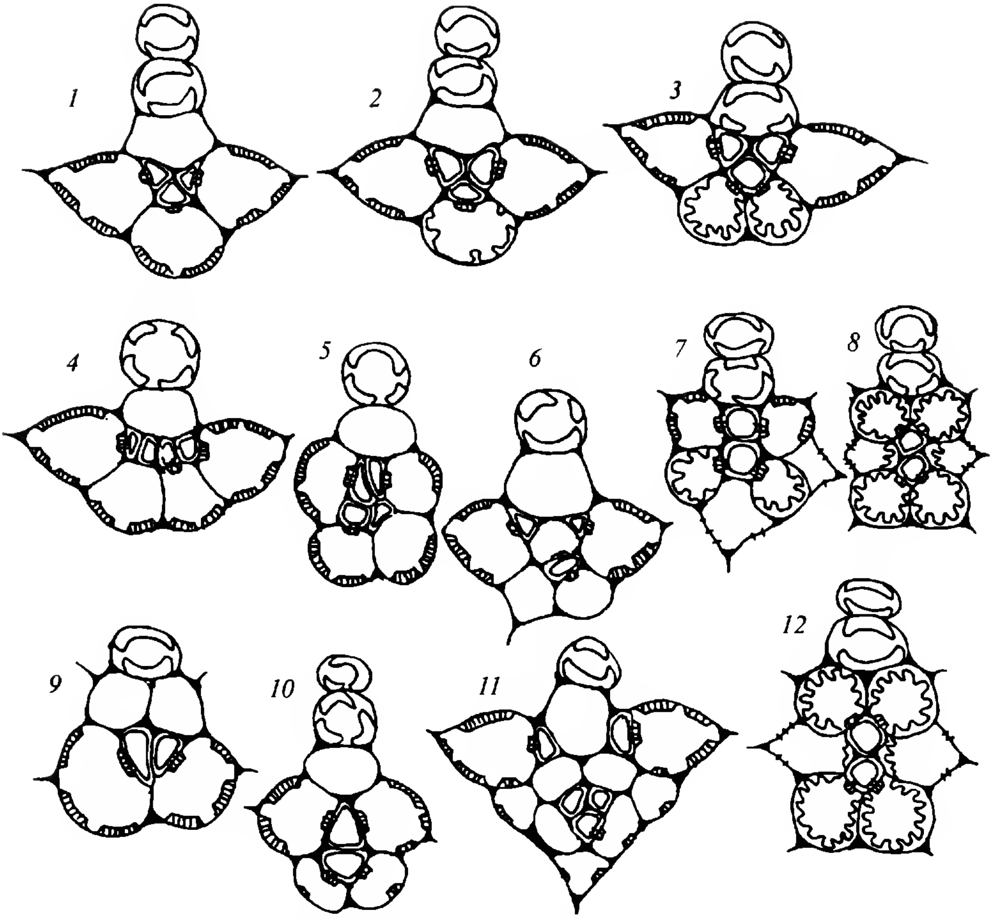


Рис. 2. Варианты конвергентного комбинирования признаков симпластного и апопластного синдромов в терминальных пучках листа древесных и травянистых двудольных.

Сем. *Lamiaceae*: *1* — *Rosmarinus officinalis* (куст.), *2* — *Lophanthus chinensis* (трав. одн.), *3* — *Dracocephalum thymiflorum* (трав. одн.). Сем. *Scrophulariaceae*: *4* — *Paulownia tomentosa* (дер.), *5* — *Scrophularia armeniaca* (трав. мн.), *6* — *Alonsoa meridionalis* (трав. мн.), *7* — *Asarina barclaiana* (трав. мн.), *8* — *Linaria arvensis* (трав. одн.), *9* — *Pedicularis palustris* (трав. мн.), *10* — *Castilleja rubra* (трав. мн.), *11* — *Pedicularis oederi* (трав. мн.), *12* — *Rhinanthus minor* (трав. одн.).

рируют многие вторичные травянистые или древесные многолетники в семействах *Acanthaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* (рис. 2). Онтогенетическая последовательность смены терминальных комплексов в пучке отражает направление габитуальной эволюции таксона в соответствии с правилом рекапитуляций. Если первые по времени формирования клеточные комплексы КС/СЭ имеют симпластный аппарат загрузки ассимилятов в ситовидные трубки с типичными intermediary cells в качестве спутников, а последующие — апопластный с transfer cells в этой же роли, то такая последовательность свидетельствует об эволюционном тренде от древесного к травянистому габитусу. Обратная последовательность, встречаемая у двудольных значительно реже по крайней мере в продвинутых подклассах и семействах, может быть показателем противоположного направления габитуальной эволюции. Судя по полученным данным, большее распространение в ходе эволюции двудольных имел тренд от древесных форм и типов терминальных пучков к травянистым.

Еще одно направление конвергентной эволюции: сочетание тех и других признаков и механизмов загрузки внутри каждого КС/СЭ комплекса. Очевидные проявления такого рекомбинирования признаков симпластной и апопластной загрузки флоэмы найдены у представителей родов *Gentiana*, *Gratiola*, *Veronica*, чьи терминальные пучки не отличаются стабильной структурой. Возможность такого комбинирования в менее выраженной форме следует допустить и у представителей многих других еще недостаточно изученных родов.

Экологические тенденции современного распространения

Растения, относящиеся к подклассам *Magnoliidae*, *Nymphaeidae*, *Caryophyllidae*, *Hamamelididae*, согласно полученным данным, имеют примитивные симпластно-апопластные типы терминальных комплексов (табл. 1), свойственные наиболее древним таксонам и жизненным формам двудольных. Среди них нет структурного и функционального единообразия, но обилие примитивных признаков позволяет объединить их в общую группу, условно соответствующую нулевому типу. Они широко представлены в современных арктоальпийских и пустынных сообществах (табл. 4). К ним относятся обитатели наиболее экстремальных по условиям островов Арктики и пионеры освоения освобождающихся от ледников в процессе потепления территорий Антарктики (представители подкласса *Caryophyllidae*: Day et al., 1999). Степень анцестральности групп двудольных с примитивными терминальными пучками оценивается по-разному: одни из них анцестральны для двудольных в целом, другие — только для подклассов или порядков, что отражено в значительном разнообразии их конкретных структурно-функциональных характеристик и биоморф.

Для семейств молодых продвинутых подклассов (рис. 1; табл. 3) характерна более контрастная дифференциация не только терминальных комплексов, но и жизненных форм, ареалов, ролей в экосистемах (Гамалей, 2004а). Симпластная линия эволюции двудольных, ассоциирующаяся со становлением древесных форм, берет начало в верхнем мелу; ее возраст оценивается в 60—80 млн лет (Willis, McElwain, 2002). В настоящее время симпластные двудольные слагают ядро тропической и субтропической растительности, занимающей бездефицитные по теплу и влаге области пониженного атмосферного давления (табл. 4). Доминанты тропических и субтропических лесов — гигантские вечнозеленые деревья и лианы — эволюцио-

ТАБЛИЦА 4

Экологическая классификация групп двудольных, выделенных по признакам организации транспортной системы листа

Типы двудольных	Природные условия	Критерии отбора	Формы роста	Доминирование в экосистемах	Типы экосистем
Симпластные	Благоприятные для роста	Скорость роста	Лианы, деревья, кустарники	Тропические, субтропические, бореальные леса	Сложные с большим набором ниш
Апопластные	Менее благоприятные: дефицит тепла или влаги	Устойчивость	Многолетние и однолетние травы	Тундры, луга, степи, прерии, саванны	Более простые
Анцестральные, симпластно-апопластные	Экстремальные	Выживание	Кустарнички, растения-подушки	Арктоальпийские и пустынные сообщества	Бедные с минимальным набором ниш

нировали в условиях благоприятного сочетания факторов тепла и влаги, но острого отбора по скорости роста в условиях взаимной конкуренции за свет. Распространение продвинутых симпластных двудольных в иные биомы ограничено высокой их чувствительностью к гипотермии и водному дефициту на фоне подготовленной в ходе эволюции сравнительно легкой адаптации к изменениям светового режима.

Апопластная линия специализации отчетливо оформилась значительно более поздно (Гамалей, 2004а). Ее становление, связанное с экспансией травянистых форм и образованием открытых сообществ на равнинах, датируется олигоценом (30—40 млн лет назад: Willis, McElwain, 2002). Современные апопластные двудольные доминируют в открытых растительных сообществах лугов, степей, прерий, саванн, ассоциирующихся с областями повышенного атмосферного давления и инсоляции. Это многолетние и однолетние травы, небольшие кустарники. Ведущим критерием эволюционного отбора для этой группы растений стала устойчивость к гипотермии и водному дефициту. Сформированные в открытых сообществах, они в отличие от симпластных двудольных очень чувствительны к фактору света и по этой причине представлены в травянистом покрове лесных сообществ далеко не самыми продвинутыми формами (Гамалей, 2004а).

Общая тенденция эколого-географического распространения симпластных и апопластных двудольных примерно одинаковая: в оптимальных условиях доминируют более продвинутые, экологически специализированные и эволюционно молодые формы, в экстремальных — древние, примитивные (Гамалей, 2003а, б, 2004; табл. 4). Наблюдаемое сходство зональных трендов для примитивных и продвинутых групп растений, насекомых, птиц, рыб, млекопитающих (Чернов, 2004) свидетельствует о том, что описанная тенденция относится к экосистемам в такой же степени, как к слагающим их видам. Тренд эволюционного развития экосистем — от примитивных (бедных и универсальных) к продвинутым (богатым и специализированным) — отражен последовательностью их смены в широтном и высотном направлениях. Число видов и уровень их специализации отражают степень сложности систем и взаимоотношений в них. Бедные экосистемы полярных областей и высокогорий ограничены минимальным набором примитивных, анцестральных в историческом отношении видов; эволюционные процессы в этих условиях подавлены. Исключительно богатые экосистемы тропиков сложены из большого числа групп растений и животных с высоким уровнем экологической специализации; темп эволюции здесь наиболее высокий.

В качестве объяснения такой закономерности экологического распределения примитивных и продвинутых групп двудольных (как и других классов растений и животных) предлагается модель относительности биологического времени, допускающая возможность разной скорости эволюционного процесса в зонах с разной степенью напряженности факторов среды обитания. Гипотермия, водный дефицит, другие экстремальные факторы постоянного действия подавляют ход биологических часов, превращая эволюцию на территории с экстремальным климатом в пунктирный процесс, в котором активные фазы перемежаются с длительными паузами или даже возвратами к нулю (Мейен, 1987; Цалолихин, 1992; Гамалей, 2004а).

Заключение

Продолжавшиеся в течение 30 с лишним лет сравнительные исследования структуры терминальных пучков листа двудольных подготовили почву для структурно-функциональной их классификации (табл. 1—4). Предлагаемая классификация может быть полезной для разработки проблем экологии и эволюции цветковых растений при анализе структуры экосистем (Гамалей, 2004а). Усиление темпов дифференциации структурно-функциональных признаков вдоль филогенетических линий двудольных адекватно росту темпов экологической дифференциации среды обитания. Процессы первичной дифференциации признаков (дивергентные тенденции) сочетались с возможностями более поздней интеграции достигнутых различий (конвергентный этап). Симпластный синдром в ходе эволюции двудольных мог быть источником огромного разнообразия древесных форм, апопластный — не меньшего разнообразия травянистых. На его базе в нескольких семействах двудольных возникли C_4- и САМ-синдромы со специализированным для этой группы трав фотосинтетическим метаболизмом.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Р. В. Камелину и Н. Н. Цвелёву за участие в обсуждении вопросов эволюционного развития двудольных при подготовке статьи к печати.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11043, 98-04-49892, 01-04-49324, 04-04-48387).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баташев Д. Р. Сравнительная анатомия терминальной флоэмы листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 16 с.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 1—8.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Организация терминальной флоэмы в семействе *Apocynaceae* // Бот. журн. 2005. Т. 91. № 9. С. 1368—1377.

Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 980—987.

Гамалей Ю. В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. № 6. С. 1513—1516.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст. 1985. Т. 32. № 5. С. 866—875.

Гамалей Ю. В. Таксономическое распределение типов мелких жилок листа // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1662—1672.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 34—50.

Гамалей Ю. В. Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Успехи совр. биол. 2002а. Т. 122. № 1. С. 55—72.

Гамалей Ю. В. Экологическая дифференциация двудольных. II. Физиологический статус и роль в экосистемах // Успехи совр. биол. 2002б. Т. 122. № 1. С. 73—83.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004а. 421 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная зависимость эволюции листа двудольных // Журн. общ. биол. 2004б. Т. 65. № 5. С. 389—408.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 3. С. 287—301.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов // Бот. журн. 1983б. Т. 68. № 4. С. 428—440.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 9. С. 1159—1166.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Чайлахян С. Я. От биологического разнообразия к исторической биоценологии // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 101—110.

Чернов Ю. И. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики // Вестн. РФФИ. 2004. № 1 (35). С. 5—36.

Angiosperm Phylogeny Group. An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 85. P. 531—553.

Day T. A., *Ruhland C. T.*, *Grobe C. W.*, *Xiong F.* Growth and reproduction of Antarctic vascular plants in response to warming and UV-radiation reductions in the field // Oecologia. 1999. Vol. 119. P. 24—35.

Fisher D. G. Ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* Benth. leaves // Planta. 1986. Vol. 169. P. 141—152.

Gamalei Yu. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. P. 96—110.

Gamalei Yu. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. P. 50—64.

Gamalei Yu. V. Comparative biology of trees and herbs. Intercellular communication // L'arbre. Biologie et developement / Ed. by C. Edelin. Naturalia Monspeliensia, Montpellier. 1996. P. 85—97.

Pate J. S., *Gunning B. E. S.* Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survay // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Turgeon R., *Beebe D. U.*, *Gowan E.* The intermediary cell: minor vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Turgeon R., *Medville R.*, *Nixon K. C.* The evolution of minor vein phloem and phloem loading // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 8. P. 1331—1339.

Voitsekhovskaja O. V. On the role of sugar compartmentation and stachyose synthesis in symplastic phloem loading. Göttingen: Cuvillier, 2002. 170 p.

Watson L., *Pate J. S.*, *Gunning B. E. S.* Vascular transfer cells in leaves of *Leguminosae — Papilionoidae* // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 74. N 2. P. 123—130.

Willis K. J., *McElwain J. C.* The evolution of plants. Oxford: University Press, 2002. 378 p.

SUMMARY

The complex of structural and functional characters of the symplastic and apoplastic dicotyledons is described. Evolutionary sequence of their types is constructed and the key for their identification is proposed. On the materials of a database, the spectrum of typological diversity for families and subclasses is revealed. The distribution of the types along the phylogenetic lines of dicots is analyzed. The acceleration of the structural and functional differentiation of dicots corresponding with the acceleration of ecological differentiation of biomes is shown. The differences of ecological ranges for symplastic and apoplastic plants are discussed. On the results of ecophysiological researches a new approach to ecological classification of dicots is proposed.

УДК 581.524 : 581.55

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ.
2. АЛЬТЕРНАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN PLANT SPECIES IN BOGGY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA.
2. THE ALTERNATIVE VARIABILITY

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812)328-14-72
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru
Поступила 19.05.2005

Исследовано влияние факторов среды, формируемых древостоем, на распределение видов мохового и травяно-кустарничкового ярусов в заболоченных сосновых лесах. Анализируется соотношение совместной встречаемости видов и пересечения их экологических амплитуд по шкалам Л. Г. Раменского. Выявлены различные типы взаимоотношений между видами растений. Установлено преобладание неблагоприятных взаимодействий.

Ключевые слова: взаимоотношения, экологические факторы, заболоченные сосняки.

В предыдущей статье (Журавлева, Ипатов, 2005) нами было рассмотрено влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов в заболоченных сосняках. Результаты показали, что для большинства видов растений наиболее важным влияющим фактором в данных условиях является увлажнение. Амплитуда увлажнения всего массива учетных площадок включает ступени с 50 по 102 (оценка произведена по шкалам Л. Г. Раменского) и охватывает амплитуду практически каждого из учтенных видов. В настоящей статье мы попытаемся установить, как соотносятся выявленные нами связи между видами растений с их экологическими амплитудами по шкалам Раменского. Исследуя эти соотношения, можно выяснить, что определяет характер взаимоотношений между видами — их экологические особенности (отношение к влаге) или же взаимодействия между ними.

Изучая взаимоотношения видов (соотношение их экологических амплитуд, связи, возникающие в результате воздействия на них внешних факторов, пространственное расположение видов друг относительно друга и т. п.), можно выявить среди них и взаимодействия, которые могут быть односторонними и двусторонними и возникают в результате какого-либо влияния растений друг на друга.

Анализ взаимоотношений мы проводим как на основе встречаемости видов (альтернативная изменчивость), так и по проективному покрытию (количественная изменчивость). Результаты исследований по количественной изменчивости будут представлены в следующей статье.

Материал и методика

Исследования проводились в пределах Ленинградской обл. и южной Карелии. Изучались сосняки чернично-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые на 10 участках.

Сосняки разновозрастные, возраст деревьев — от 40 до 180 лет, высота — 12—20 м, средняя длина окружности ствола на уровне груди — 68 см. Сомкнутость древесного полога — 0.5—0.8, средняя сквозистость полога от 50 до 65 %. Моховой покров образует сплошной ковер; среднее проективное покрытие мхов составляет 77 %. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется от 0 до 85 %, среднее значение — 30 %. Для каждого участка сделано полное геоботаническое описание. Список видов растений напочвенного покрова и их встречаемость представлены в табл. 1.[1]

На каждом участке закладывались сплошные трансекты из площадок 0.1 $м^2$ таким образом, чтобы они пересекали все элементы микрорельефа и пятна напочвенного покрова. Всего учтено 2700 площадок.

Для оценки связей видов друг с другом рассчитаны коэффициент Дайса (Д) (Василевич, 1969) и перекрытие экологических амплитуд видов (П):

$$Д_{AB} = a/(a + c); \qquad Д_{BA} = a/(a + b),$$

где a — число совместных встреч видов A и B, (a + c) — число встреч вида A на всех учетных площадках; (a + b) — число встреч вида B на всех учетных площадках. $Д_{AB}$ отражает связь вида A с B, $Д_{BA}$ — вида B с A. Для расчета пересечения экологических амплитуд видов по увлажнению использованы шкалы Л. Г. Раменского, взяты амплитуды значений «обильно» (Раменский и др., 1956). Шкала богатства почв не применима в данном случае из-за малой ее дифференцированности.

Перекрытие экологических амплитуд определяется следующим образом:

$$П_{AB} = a'/(a' + c'); \qquad П_{BA} = a'/(a' + b'),$$

где a' — число ступеней увлажнения, при которых амплитуды видов пересекаются, $(a' + c')$ и $(a' + b')$ — число ступеней амплитуд видов A и B соответственно. Очевидно, что структуры П и Д адекватны.

Перекрытие амплитуд (П) и перекрытие встречаемостей (Д) могут совпадать и не совпадать, их соотношение и является предметом анализа. При этом если разница между П и Д меньше 1/3 большего из этих показателей, то принимаем, что П = Д. В этом случае связи между видами трактуются как вызванные перекрытием их экологических амплитуд и обозначаются символом «э» (экологические взаимоотношения). При П > Д пересечение встречаемостей видов меньше, чем могло бы быть в результате сходства экологических амплитуд. Мы можем предположить, что один вид создает неблагоприятные условия для существования другого вида (обозначается символом «д» — дискомфорт). При П < Д влияние вида выражается в создании комфортных условий (символ «к»). Значения П, Д и интерпретация обнаруженных соотношений приведены в табл. 2 и 4. Строго говоря, и дискомфорт, и комфорт также являются экологическими отношениями, но мы их относим к категории взаимодействий (экологические взаимодействия).

---

[1] Латинские названия видов сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость учтенных видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов

Виды	Встречаемость	Виды	Встречаемость
Pleurozium schreberi	0.32	*Eriophorum vaginatum*	0.36
Dicranum polysetum	0.12	*Rubus chamaemorus*	0.35
Aulacomnium palustre	0.04	*Oxycoccus palustris*	0.30
Dicranum scoparium	0.02	*Vaccinium uliginosum*	0.19
Sphagnum capillifolium	0.49	*Empetrum nigrum*	0.17
S. angustifolium	0.39	*Melampyrum pratense*	0.13
S. russowii	0.22	*Ledum palustre*	0.13
S. magellanicum	0.20	*Chamaedaphne calyculata*	0.08
S. girgensohnii	0.16	*Carex nigra*	0.06
S. centrale	0.07	*Juncus filiformis*	0.06
Polytrichum commune	0.36	*Carex cinerea*	0.06
P. strictum	0.02	*Calluna vulgaris*	0.04
Vaccinium myrtillus	0.48	*Andromeda polifolia*	0.04
V. vitis-idaea	0.47	*Avenella flexuosa*	0.03
Carex globularis	0.36	*Trientalis europaea*	0.02

Примечание. Виды со встречаемостью 0.01 и меньше — *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum majus*, *Sphagnum wulfianum*, *S. squarrosum*, *Carex rostrata*, *Equisetum palustre*, *E. sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Comarum palustre*, *Orthilia secunda*, *Oxycoccus microcarpus*, *Eriophorum latifolium*, *Calamagrostis neglecta*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium clavatum*, *Pyrola minor*, *Dactylorhiza maculata*.

Взаимоотношения при альтернативной изменчивости

Вначале рассмотрим взаимоотношения между видами мохового яруса. Среднее перекрытие экологических амплитуд по увлажнению в группе зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *D. majus*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pohlia nutans*) составляет 0.61, в группе сфагновых мхов (*Sphagnum magellanicum*, *S. centrale*, *S. russowii*, *S. girgensohnii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*, *S. squarrosum*) — 0.55. Между видами этих групп оно не велико — 0.16, а без *Aulacomnium palustre* — 0.10. Эти данные подтверждают известные представления о различном отношении этих групп видов к влажности. Среднее перекрытие амплитуд сфагновых мхов и *Polytrichum commune*, так же как последнего и зеленых мхов велико и составляет соответственно 0.72 и 0.50. Очевидно, что по требовательности к увлажнению *P. commune* близок как к сфагновым, так и к зеленым мхам (хотя по сложению ковра он отличается и от тех, и от других). В группе зеленых мхов особое место занимает *Aulacomnium palustre*. У него пересечение экологической амплитуды со сфагновыми мхами составляет 0.46, а с другими зелеными мхами — 0.61. Экологическая амплитуда *Polytrichum strictum* пересекается с *P. commune* (0.29), слабо пересекается со сфагновыми (0.21) и вообще не пересекается с зелеными мхами.

На основании перекрытия экологических амплитуд по увлажнению виды мохового покрова можно разделить на 3 группы: зеленые, сфагновые, политриховые мхи. При этом *A. palustre* может быть отнесен по своим показателям как к группе зеленых мхов, так и к группе сфагновых. Оценка взаимоотношений между каждой парой видов приведена в табл. 2. В 50 % случаев взаимоотношения между парами видов имеют асимметричный характер. Следует отметить, что обычно используемые исследователями коэффициенты сопряженности дают однозначную (симметричную) связь между парой видов, что часто не соответствует действительности.

ТАБЛИЦА 2

Связи между видами мхов при альтернативной изменчивости

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
S. capillifolium	*S. russowii*	0.64	0.28	д
S. russowii	*S. capillifolium*	1	0.62	д
S. capillifolium	*S. angustifolium*	1	0.29	д
S. angustifolium	*S. capillifolium*	0.41	0.36	э
S. capillifolium	*S. magellanicum*	0.55	0.24	д
S. magellanicum	*S. capillifolium*	0.43	0.58	э
S. capillifolium	*S. girgensohnii*	1	0.17	д
S. girgensohnii	*S. capillifolium*	0.64	0.53	э
S. capillifolium	*S. centrale*	0.45	0.04	д
S. centrale	*S. capillifolium*	0.28	0.28	э
S. angustifolium	*S. russowii*	0.26	0.22	э
S. russowii	*S. angustifolium*	1	0.42	д
S. angustifolium	*S. magellanicum*	0.52	0.28	д
S. magellanicum	*S. angustifolium*	1	0.56	д
S. angustifolium	*S. girgensohnii*	0.63	0.08	д
S. girgensohnii	*S. angustifolium*	1	0.21	д
S. russowii	*S. magellanicum*	0.29	0.15	д
S. magellanicum	*S. russowii*	0.14	0.17	э
S. russowii	*S. girgensohnii*	1	0.17	д
S. girgensohnii	*S. russowii*	0.41	0.22	д
S. magellanicum	*S. girgensohnii*	0.5	0.03	д
S. girgensohnii	*S. magellanicum*	0.41	0.04	д
S. girgensohnii	*S. centrale*	0.35	0.32	э
S. centrale	*S. girgensohnii*	0.33	0.79	к
S. angustifolium	*S. centrale*	0.52	0.03	д
S. centrale	*S. angustifolium*	0.78	0.16	д
S. russowii	*S. centrale*	0.14	0.04	д
S. centrale	*S. russowi*	0.06	0.11	к
S. magellanicum	*S. centrale*	0.93	0.01	д
S. centrale	*S. magellanicum*	0.72	0.01	д
S. capillifolium	*P. commune*	1	0.30	д
P. commune	*S. capillifolium*	0.48	0.40	э
S. angustifolium	*P. commune*	0.85	0.60	э
P. commune	*S. angustifolium*	1	0.66	д
P. commune	*S. russowii*	0.3	0.19	д
S. russowi	*P. commune*	1	0.30	д
P. commune	*S. magellanicum*	0.48	0.12	д
S. magellanicum	*P. commune*	0.79	0.21	д
P. commune	*S. girgensohnii*	0.74	0.05	д
S. girgensohnii	*P. commune*	1	0.14	д
P. commune	*S. centrale*	0.43	0.01	д
S. centrale	*P. commune*	0.56	0.02	д
S. capillifolium	*Pl. schreberi*	0.64	0.26	д
Pl. schreberi	*S. capillifolium*	0.21	0.39	к
S. angustifolium	*Pl. schreberi*	0.52	0.15	д
Pl. schreberi	*S. angustifolium*	0.42	0.19	д
Pl. schreberi	*S. magellanicum*	0.06	0.18	к
S. magellanicum	*Pl. schreberi*	0.14	0.28	к
Pl. schreberi	*S. girgensohnii*	0.36	0.14	д
S. girgensohnii	*Pl. schreberi*	0.71	0.28	д
Pl. schreberi	*S. centrale*	0.03	0.04	э

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
S. centrale	*Pl. schreberi*	0.06	0.22	к
Pl. schreberi	*S. russowii*	0.21	0.23	э
S. russowii	*Pl. schreberi*	1	0.33	д
P. commune	*Pl. schreberi*	0.48	0.10	д
Pl. schreberi	*P. commune*	0.42	0.12	д
Pl. schreberi	*D. polysetum*	0.73	0.28	д
D. polysetum	*Pl. schreberi*	0.89	0.75	э
S. capillifolium	*D. polysetum*	−0.18	0.10	к
D. polysetum	*S. capillifolium*	−0.07	0.37	к
S. angustifolium	*D. polysetum*	0.19	0.05	д
D. polysetum	*S. angustifolium*	0.19	0.19	э
S. magellanicum	*D. polysetum*	−0.5	0.13	к
D. polysetum	*S. magellanicum*	−0.26	0.21	к
S. girgensohnii	*D. polysetum*	0.18	0.04	д
D. polysetum	*S. girgensohnii*	0.11	0.05	д
D. polysetum	*S. centrale*	−0.3	0.02	э
S. centrale	*D. polysetum*	−0.44	0.04	э
S. russowii	*D. polysetum*	−0.29	0.18	к
D. polysetum	*S. russowii*	−0.07	0.34	к
P. commune	*D. polysetum*	0.22	0.01	д
D. polysetum	*P. commune*	0.19	0.03	д
D. polysetum	*A. palustre*	0.19	0.05	д
A. palustre	*D. polysetum*	0.38	0.16	д
S. capillifolium	*A. palustre*	0.55	0.05	д
A. palustre	*S. capillifolium*	0.46	0.63	э
S. angustifolium	*A. palustre*	0.48	0.08	д
A. palustre	*S. angustifolium*	1	0.72	э
S. magellanicum	*A. palustre*	0.07	0.12	к
A. palustre	*S. magellanicum*	0.08	0.52	к
S. girgensohnii	*A. palustre*	0.65	0.02	д
A. palustre	*S. girgensohnii*	0.85	0.07	д
S. centrale	*A. palustre*	0	0.00	э
A. palustre	*S. centrale*	0	0.00	э
S. russowii	*A. palustre*	0.86	0.06	д
A. palustre	*S. russowii*	0.46	0.31	э
P. commune	*A. palustre*	0.45	0.03	д
A. palustre	*P. commune*	1	0.23	д
Pl. schreberi	*A. palustre*	0.39	0.07	д
A. palustre	*Pl. schreberi*	1	0.48	д

Примечание. Здесь и в табл. 3–6: П — пересечение экологических амплитуд видов А по В. Д — коэффициент Дайса (пересечение встречаемостей) вида А по виду В. Инт. — интерпретация связи: д — дискомфорт, к — комфорт (возможное влияние вида В на А), э — связь имеет экологические причины. Сокращения названий видов: *S. capillifolium* — *Sphagnum capillifolium*, *S.* — *Sphagnum*, *Pl. schreberi* — *Pleurozium schreberi*, *A. palustre* — *Aulacomnium palustre*, *D. polysetum* — *Dicranum polysetum*, *P. commune* — *Polytrichum commune*.

Обобщенные данные о соотношении типов взаимоотношений приведены в табл. 3. Связи, вызванные соотношением экологических амплитуд, составляют 22 %. При этом экологические взаимоотношения возникают при различных перекрытиях амплитуд видов (П) и уровнях связи по встречаемости (Д). В основном же имеют место взаимодействия. При этом полностью преобладают неблагоприятные

ТАБЛИЦА 3

Взаимоотношения видов мхов при альтернативной изменчивости

Группы видов	Тип взаимоотношений, %			
	д	к	Взаимодействия, д + к	э
Зеленые мхи	83	0	83	17
Сфагновые мхи	70	7	77	23
Зеленые мхи на сфагновые мхи	56	33	89	11
Сфагновые мхи на зеленые мхи	22	33	56	44
Зеленые и сфагновые мхи — политриховые мхи	89	0	89	11
Итого	62	16	78	22

Примечание. Тип взаимоотношений: д — дискомфорт, к — комфорт, э — экологические причины связи (объяснения см. в тексте).

(обозначаемые как дискомфортные) влияния видов друг на друга. Практически все взаимодействия между видами одной экологической группы (зеленые, сфагновые мхи) имеют отрицательный, дискомфортный характер. Взаимоотношения между видами зеленых и сфагновых мхов значительно отличаются от взаимоотношений видов внутри этих групп. Это различие, по-видимому, объясняется бóльшим сходством потребностей во влаге у видов одной группы, чем у видов разных групп.

Если рассматривать влияние сфагновых мхов на зеленые, то доля дискомфортных воздействий будет сравнительно невелика (22 %), почти половина связей определяется соотношением экологических амплитуд. В свою очередь зеленые мхи создают дискомфортные условия для сфагновых в более чем половине случаев. Такое соотношение может объясняться меньшей требовательностью к влаге у зеленых мхов и несколько более «поверхностным» их положением в моховом ковре. При взаимоограничении влаги менее страдающим партнером во взаимодействиях являются зеленые мхи. Взаимоотношения политриховых мхов с зелеными, так же как и со сфагновыми, выражаются исключительно во взаимодействиях и только дискомфортного характера, что может объясняться значительным перекрытием экологических амплитуд с обеими группами мхов. Данные об отрицательном влиянии различных видов сфагновых мхов друг на друга и на *P. commune* подтверждаются и результатами ранее проведенных нами исследований на уровне особи (Журавлева, Ипатов, 2003). Для выявления причин, приводящих к определенному типу взаимодействий, требуются специальные исследования. Возможно, это перераспределение влаги, поглощаемой из воздуха, сходство и различие кислотности среды, формируемой разными видами. Нельзя исключать и роли аллелопатии.

Данные о связях между видами травяно-кустарничкового яруса приведены в табл. 4 и 5. Соотношение типов взаимоотношений между видами этого яруса сход-

ТАБЛИЦА 4

Связи между видами травяно-кустарничкового яруса при альтернативной изменчивости

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.	Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
V. myrtillus	*V. vitis-idaea*	0.88	0.46	д	*Ox. palustris*	*Mel. pratense*	−1.18	0.20	к
V. vitis-idaea	*V. myrtillus*	0.76	0.47	д	*Mel. pratense*	*Ox. palustris*	−1.30	0.47	к
V. myrtillus	*C. globalatis*	0.48	0.35	э	*Ox. palustris*	*Ledum pal.*	0.36	0.24	д
C. globularis	*V. myrtillus*	1.00	0.47	д	*Ledum pal.*	*Ox. palustris*	0.20	0.58	к
V. myrtillus	*Er. vaginatum*	0.16	0.40	к	*Ox. palustris*	*Cham. calyc.*	0.64	0.15	д

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.	Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
Er. vaginatum	*V. myrtillus*	0.67	0.54	э	*Cham. calyc.*	*Ox. palustris*	0.47	0.53	э
V. myrtillus	*Rubus cham.*	0.40	0.31	э	*Ox. palustris*	*Carex nigra*	1.00	0.08	д
Rubus cham.	*V. myrtillus*	0.71	0.42	д	*Carex nigra*	*Ox. palustris*	0.55	0.34	д
V. myrtillus	*Ox. palustris*	0.16	0.24	э	*Ox. palustris*	*Juncus filif.*	0.55	0.08	д
Ox. palustris	*V. myrtillus*	0.36	0.37	э	*Juncus filif.*	*Ox. palustris*	0.43	0.41	э
V. myrtillus	*V. uliginosum*	0.64	0.26	д	*Ox. palustris*	*Carex cinerea*	1.00	0.03	д
V. uliginosum	*V. myrtillus*	1.00	0.66	д	*Carex cinerea*	*Ox. palustris*	0.79	0.22	д
V. myrtillus	*Emp. nigrum*	0.44	0.30	д	*Ox. palustris*	*Calluna vulg.*	0.27	0.09	д
Emp. nigrum	*V. myrtillus*	1.00	0.85	э	*Calluna vulg.*	*Ox. palustris*	0.12	0.64	к
V. myrtillus	*Mel. pratense*	0.32	0.12	д	*Ox. palustris*	*Andr. polifolia*	0.82	0.10	д
Mel. pratense	*V. myrtillus*	0.80	0.45	д	*Andr. polifolia*	*Ox. palustris*	0.75	0.73	э
V. myrtillus	*Ledum pal.*	0.80	0.06	д	*Ox. palustris*	*Avenella flex.*	−1.27	0.01	э
Ledum pal.	*V. myrtillus*	1.00	0.27	д	*Avenella flex.*	*Ox. palustris*	−1.40	0.11	к
V. myrtillus	*Cham. calyc.*	0.48	0.02	д	*Ox. palustris*	*Trientalis eur.*	−0.36	0.01	э
Cham. calyc.	*V. myrtillus*	0.80	0.12	д	*Trientalis eur.*	*Ox. palustris*	−0.33	0.08	к
V. myrtillus	*Carex nigra*	0.52	0.01	д	*V. uliginosum*	*Emp. nigrum*	0.63	0.49	э
Carex nigra	*V. myrtillus*	0.65	0.04	д	*Emp. nigrum*	*V. uliginosum*	0.91	0.54	д
V. myrtillus	*Juncus filif.*	0.48	0.01	д	*V. uliginosum*	*Mel. pratense*	0.00	0.19	к
Juncus filif.	*V. myrtillus*	0.86	0.01	д	*Mel. pratense*	*V. uliginosum*	0.00	0.29	к
V. myrtillus	*Carex cinerea*	0.20	0.02	д	*V. uliginosum*	*Ledum pal.*	1.00	0.05	д
Carex cinerea	*V. myrtillus*	0.36	0.16	д	*Ledum pal.*	*V. uliginosum*	0.80	0.08	д
V. myrtillus	*Calluna vulg.*	0.96	0.06	д	*V. uliginosum*	*Cham. calyc.*	0.69	0.01	д
Calluna vulg.	*V. myrtillus*	0.96	0.65	д	*Cham. calyc.*	*V. uliginosum*	0.73	0.03	д
V. myrtillus	*Andr. polifolia*	0.28	0.07	д	*V. uliginosum*	*Carex nigra*	0.75	0.05	д
Andr. polifolia	*V. myrtillus*	0.58	0.81	э	*Carex nigra*	*V. uliginosum*	0.60	0.18	д
V. myrtillus	*Avenella flex.*	0.28	0.05	д	*V. uliginosum*	*Juncus filif.*	0.69	0.04	д
Avenella flex.	*V. myrtillus*	0.70	0.78	э	*Juncus filif.*	*V. uliginosum*	0.79	0.14	д
V. myrtillus	*Trientalis eur.*	0.48	0.03	д	*V. uliginosum*	*Carex cinerea*	0.25	0.01	д
Trientalis eur.	*V. myrtillus*	1.00	0.65	д	*Carex cinerea*	*V. uliginosum*	0.29	0.01	д
V. vitis-idaea	*C. globularis*	0.38	0.46	э	*V. uliginosum*	*Calluna vulg.*	1.00	0.09	д
C. globularis	*V. vitis-idaea*	0.92	0.60	д	*Calluna vulg.*	*V. uliginosum*	0.64	0.38	д
V. vitis-idaea	*Er. vaginatum*	0.03	0.22	к	*V. uliginocum*	*Andr. polifolia*	0.38	0.10	д
Er. vaginatum	*V. vitis-idaea*	0.17	0.29	к	*Andr. polifolia*	*V. uliginosum*	0.50	0.50	э
V. vitis-idaea	*Rubus cham.*	0.24	0.24	э	*V. uliginosum*	*Avenella flex.*	−0.06	0.01	э
Rubus cham.	*V. vitis-idaea*	0.50	0.32	д	*Avenella flex.*	*V. uliginosum*	−0.10	0.03	э
V. vitis-idaea	*Ox. palustris*	0.03	0.28	к	*V. uliginosum*	*Trientalis eur.*	0.56	0.00	д
Ox. palustris	*V. vitis-idaea*	0.09	0.43	к	*Trientalis eur.*	*V. uliginosum*	0.75	0.02	д
V. vitis-idaea	*V. uliginosum*	0.48	0.11	д	*Emp. nigrum*	*Mel. pratense*	−0.55	0.25	к
V. uliginosum	*V. vitis-idaea*	0.88	0.27	д	*Mel. pratense*	*Emp. nigrum*	−0.60	0.34	к
V. vitis-idaea	*Emp. nigrum*	0.28	0.06	д	*Emp. nigrum*	*Ledum pal.*	1.00	0.12	д
Emp. nigrum	*V. vitis-idaea*	0.73	0.17	д	*Ledum pal.*	*Emp. nigrum*	0.55	0.16	д
V. vitis-idaea	*Mel. pratense*	0.34	0.13	д	*Emp. nigrum*	*Cham. calyc.*	1.00	0.03	д
Mel. pratense	*V. vitis-idaea*	1.00	0.48	д	*Cham. calyc.*	*Emp. nigrum*	0.73	0.07	д
V. vitis-idaea	*Ledum pal.*	0.59	0.21	д	*Emp. nigrum*	*Carex nigra*	1.00	0.00	д
Ledum pal.	*V. vitis-idaea*	0.85	0.78	э	*Carex nigra*	*Emp. nigrum*	0.55	0.00	д
V. vitis-idaea	*Cham. calyc.*	0.31	0.16	д	*Emp. nigrum*	*Juncus filif.*	1.00	0.00	д
Cham. calyc.	*V. vitis-idaea*	0.60	0.92	к	*Juncus filif.*	*Emp. nigrum*	0.79	0.00	д
V. vitis-idaea	*Carex nigra*	0.34	0.02	д	*Emp. nigrum*	*Carex cinerea*	0.45	0.00	д
Carex nigra	*V. vitis-idaea*	0.50	0.20	д	*Carex cinerea*	*Emp. nigrum*	0.36	0.00	д
V. vitis-idaea	*Juncus filif.*	0.31	0.02	д	*Emp. nigrum*	*Calluna vulg.*	0.91	0.16	д
Juncus filif.	*V. vitis-idaea*	0.64	0.14	д	*Calluna vulg.*	*Emp. nigrum*	0.40	0.64	к
V. vitis-idaea	*Carex cinerea*	0.07	0.06	э	*Emp. nigrum*	*Andr. polifolia*	0.64	0.15	д

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.	Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
Carex cinerea	*V. vitis-idaea*	0.14	0.45	к	*Andr. polifolia*	*Emp. nigrum*	0.58	0.64	э
V. vitis-idaea	*Calluna vulg.*	0.79	0.03	д	*Emp. nigrum*	*Avenella flex.*	−0.64	0.00	э
Calluna vulg.	*V. vitis-idaea*	0.92	0.24	д	*Avenella flex.*	*Emp. nigrum*	−0.70	0.00	э
V. vitis-idaea	*Andr. polifolia*	0.14	0.02	д	*Emp. nigrum*	*Trientalis eur.*	0.27	0.00	д
Andr. polifolia	*V. vitis-idaea*	0.33	0.16	д	*Trientalis eur.*	*Emp. nigrum*	0.25	0.00	д
V. vitis-idaea	*Avenella flex.*	0.34	0.06	д	*Mel. pratense*	*Ledum pal.*	0.30	0.26	э
Avenella flex.	*V. vitis-idaea*	1.00	0.79	э	*Ledum pal.*	*Mel. pratense*	0.15	0.26	к
V. vitis-idaea	*Trientalis eur.*	0.41	0.03	д	*Mel. pratense*	*Cham. calyc.*	−0.50	0.12	к
Trientalis eur.	*V. vitis-idaea*	1.00	0.78	э	*Cham. calyc.*	*Mel. pratense*	−0.33	0.18	к
C. globularis	*Er. vaginatum*	0.17	0.15	э	*Mel. pratense*	*Carex nigra*	−0.40	0.06	к
Er. vaginatum	*C. globularis*	0.33	0.15	д	*Carex nigra*	*Mel. pratense*	−0.20	0.12	к
C. globularis	*Rubus cham.*	0.67	0.21	д	*Mel. pratense*	*Juncus filif.*	−0.50	0.04	э
Rubus cham.	*C. globularis*	0.57	0.22	д	*Juncus filif.*	*Mel. pratense*	−0.36	0.09	к
C. globularis	*Ox. palustris*	0.17	0.18	э	*Mel. pratense*	*Carex cinerea*	−1.20	0.02	э
Ox. palustris	*C. globularis*	0.18	0.21	э	*Carex cinerea*	*Mel. pratense*	−0.86	0.04	э
C. globularis	*V. uliginosum*	1.00	0.10	д	*Mel. pratense*	*Calluna vulg.*	0.90	0.09	д
V. uliginosum	*C. globularis*	0.75	0.19	д	*Calluna vulg.*	*Mel. pratense*	0.36	0.27	э
C. globularis	*Emp. nigrum*	0.75	0.00	д	*Mel. pratense*	*Andr. polifolia*	−1.00	0.08	к
Emp. nigrum	*C. globularis*	0.82	0.00	д	*Andr. polifolia*	*Mel. pratense*	−0.83	0.27	к
C. globularis	*Mel. pratense*	−0.25	0.12	к	*Mel. pratense*	*Avenella flex.*	0.90	0.04	д
Mel. pratense	*C. globularis*	−0.30	0.34	к	*Avenella flex.*	*Mel. pratense*	0.90	0.19	д
C. globularis	*Ledum pal.*	1.00	0.09	д	*Mel. pratense*	*Trientalis eur.*	0.30	0.01	д
Ledum pal.	*C. globularis*	0.60	0.26	д	*Trientalis eur.*	*Mel. pratense*	0.25	0.06	д
C. globularis	*Cham. calyc.*	0.83	0.08	д	*Ledum pal.*	*Cham. calyc.*	0.60	0.85	э
Cham. calyc.	*C. globularis*	0.67	0.33	д	*Cham. calyc.*	*Ledum pal.*	0.80	0.07	д
C. globularis	*Carex nigra*	0.92	0.03	д	*Ledum pal.*	*Carex nigra*	0.65	0.00	д
Carex nigra	*C. globularis*	0.55	0.16	д	*Carex nigra*	*Ledum pal.*	0.65	0.00	д
C. globularis	*Juncus filif.*	0.83	0.05	д	*Ledum pal.*	*Juncus filif.*	0.60	0.00	д
Juncus filif.	*C. globularis*	0.71	0.31	д	*Juncus filif.*	*Ledum pal.*	0.86	0.00	д
C. globularis	*Carex cinerea*	0.25	0.03	д	*Ledum pal.*	*Carex cinerea*	0.25	0.06	д
Carex cinerea	*C. globularis*	0.21	0.22	э	*Carex cinerea*	*Ledum pal.*	0.36	0.15	д
C. globularis	*Calluna vulg.*	1.00	0.02	д	*Ledum pal.*	*Calluna vulg.*	0.95	0.09	д
Calluna vulg.	*C. globularis*	0.48	0.12	д	*Calluna vulg.*	*Ledum pal.*	0.76	0.25	д
C. globularis	*Andr. polifolia*	0.42	0.00	д	*Ledum pal.*	*Andr. polifolia*	0.35	0.05	д
Andr. polifolia	*C. globularis*	0.42	0.00	д	*Andr. polifolia*	*Ledum pal.*	0.58	0.18	д
C. globularis	*Avenella flex.*	−0.33	0.06	к	*Ledum pal.*	*Avenella flex.*	0.10	0.03	д
Avenella flex.	*C. globularis*	−0.40	0.73	к	*Avenella flex.*	*Ledum pal.*	0.20	0.11	д
C. globularis	*Trientalis eur.*	0.50	0.06	д	*Ledum pal.*	*Trientalis eur.*	0.60	0.02	д
Trientalis eur.	*C. globularis*	0.50	0.93	к	*Trientalis eur.*	*Ledum pal.*	1.00	0.10	д
Er. vaginatum	*Rubus cham.*	1.00	0.70	э	*Cham. calyc.*	*Carex nigra*	1.00	0.00	д
Rubus cham.	*Er. vaginatum*	0.43	0.71	к	*Carex nigra*	*Cham. calyc.*	0.75	0.00	д
Er. vaginatum	*Ox. palustris*	1.00	0.49	д	*Cham. calyc.*	*Juncus filif.*	0.93	0.00	э
Ox. palustris	*Er. vaginatum*	0.55	0.57	э	*Juncus filif.*	*Cham. calyc.*	1.00	0.00	э
Er. vaginatum	*V. uliginosum*	0.50	0.39	э	*Cham. calyc.*	*Carex cinerea*	0.53	0.13	д
V. uliginosum	*Er. vaginatum*	0.19	0.72	к	*Carex cinerea*	*Cham. calyc*	0.57	0.20	д
Er. vaginatum	*Emp. nigrum*	0.67	0.40	д	*Cham. calyc.*	*Calluna vulg.*	0.73	0.04	д
Emp. nigrum	*Er. vaginatum*	0.36	0.85	к	*Calluna vulg.*	*Cham. calyc.*	0.44	0.07	д
Er. vaginatum	*Mel. pratense*	−2.17	0.16	к	*Cham. calyc.*	*Andr. polifolia*	0.67	0.03	д
Mel. pratense	*Er. vaginatum*	−1.30	0.46	к	*Andr. polifolia*	*Cham. calyc.*	0.83	0.05	д
Er. vaginatum	*Ledum pal.*	0.67	0.10	д	*Cham. calyc.*	*Avenella flex.*	−0.40	0.01	э
Ledum pal.	*Er. vaginatum*	0.20	0.26	э	*Avenella flex.*	*Cham. calyc.*	−0.60	0.03	э
Er. vaginatum	*Cham. calyc.*	1.00	0.02	д	*Cham. calyc.*	*Trientalis eur.*	0.27	0.04	д

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	П	Д	Инт.
Cham. calyc.	*Er. vaginatum*	0.40	0.08	д
Er. vaginatum	*Carex nigra*	1.00	0.05	д
Carex nigra	*Er. vaginatum*	0.30	0.27	э
Er. vaginatum	*Juncus filif.*	1.00	0.03	д
Juncus filif.	*Er. vaginatum*	0.43	0.16	д
Er. vaginatum	*Carex cinerea*	1.00	0.02	д
Carex cinerea	*Er. vaginatum*	0.43	0.10	д
Er. vaginatum	*Calluna vulg.*	0.50	0.10	д
Calluna vulg.	*Er. vaginatum*	0.12	0.81	к
Er. vaginatum	*Andr. polifolia*	1.00	0.10	д
Andr. polifolia	*Er. vaginatum*	0.50	0.79	к
Er. vaginatum	*Avenella flex.*	−2.33	0.01	э
Avenella flex.	*Er. vaginatum*	−1.40	0.03	э
Er. vaginatum	*Trientalis eur.*	−0.67	0.00	э
Trientalis eur.	*Er. vaginatum*	−0.33	0.00	э
Rubus cham.	*Ox. palustris*	0.57	0.46	э
Ox. palustris	*Rubus cham.*	0.73	0.54	э
Rubus cham.	*V. uliginosum*	0.64	0.32	д
V. uliginosum	*Rubus cham.*	0.56	0.59	э
Rubus cham.	*Emp. nigrum*	0.71	0.29	д
Emp. nigrum	*Rubus cham.*	0.91	0.61	э
Rubus cham.	*Mel. pratense*	−0.50	0.17	к
Mel. pratense	*Rubus cham.*	−0.70	0.46	к
Rubus cham.	*Ledum pal.*	0.71	0.08	д
Ledum pal.	*Rubus cham.*	0.50	0.21	д
Rubus cham.	*Cham. calyc.*	0.93	0.01	д
Cham. calyc.	*Rubus cham.*	0.87	0.05	д
Rubus cham.	*Carex nigra*	1.00	0.10	д
Carex nigra	*Rubus cham.*	0.70	0.54	э
Rubus cham.	*Juncus filif.*	0.86	0.10	д
Juncus filif.	*Rubus cham.*	0.86	0.58	э
Rubus cham.	*Carex cinerea*	0.64	0.01	д
Carex cinerea	*Rubus cham.*	0.64	0.01	д
Rubus cham.	*Calluna vulg.*	0.64	0.08	д
Calluna vulg.	*Rubus cham.*	0.36	0.68	к
Rubus cham.	*Andr. polifolia*	0.79	0.08	д
Andr. polifolia	*Rubus cham.*	0.92	0.75	э
Rubus cham.	*Avenella flex.*	−0.57	0.00	э
Avenella flex.	*Rubus cham.*	−0.80	0.00	э
Rubus cham.	*Trientalis eur.*	0.14	0.00	д
Trientalis eur.	*Rubus cham.*	0.17	0.00	д
Ox. palustris	*V. uliginosum*	0.27	0.27	э
V. uliginosum	*Ox. palustris*	0.19	0.43	к
Ox. palustris	*Emp. nigrum*	0.36	0.32	э
Emp. nigrum	*Ox. palustris*	0.36	0.56	к
Trientalis eur.	*Cham. calyc.*	0.33	0.19	д
Carex nigra	*Juncus filif.*	0.70	0.36	д
Juncus filif.	*Carex nigra*	1.00	0.38	д
Carex nigra	*Carex cinerea*	0.60	0.05	д
Carex cinerea	*Carex nigra*	0.86	0.06	д
Carex nigra	*Calluna vulg.*	0.60	0.00	д
Calluna vulg.	*Carex nigra*	0.48	0.00	д
Carex nigra	*Andr. polifolia*	0.60	0.00	д
Andr. polifolia	*Carex nigra*	1.00	0.00	д
Carex nigra	*Avenella flex.*	−0.25	0.00	э
Avenella flex.	*Carex nigra*	−0.50	0.00	э
Carex nigra	*Trientalis eur.*	0.25	0.00	д
Trientalis eur.	*Carex nigra*	0.42	0.00	д
Juncus filif.	*Carex cinerea*	0.50	0.02	д
Carex cinerea	*Juncus filif.*	0.50	0.02	д
Juncus filif.	*Calluna vulg.*	0.79	0.00	д
Calluna vulg.	*Juncus filif.*	0.44	0.00	д
Juncus filif.	*Andr. polifolia*	0.64	0.00	д
Andr. polifolia	*Juncus filif.*	0.75	0.00	д
Juncus filif.	*Avenella flex.*	−0.43	0.00	э
Avenella flex.	*Juncus filif.*	−0.60	0.00	э
Juncus filif.	*Trientalis eur.*	0.29	0.00	д
Trientalis eur.	*Juncus filif.*	0.33	0.00	д
Carex cinerea	*Calluna vulg.*	0.29	0.02	д
Calluna vulg.	*Carex cinerea*	0.16	0.02	д
Carex cinerea	*Andr. polifolia*	0.71	0.01	д
Andr. polifolia	*Carex cinerea*	0.83	0.01	д
Carex cinerea	*Avenella flex.*	−0.93	0.00	э
Avenella flex.	*Carex cinerea*	−1.30	0.00	э
Carex cinerea	*Trientalis eur.*	−0.21	0.00	э
Trientalis eur.	*Carex cinerea*	−0.25	0.00	э
Calluna vulg.	*Andr. polifolia*	0.24	0.20	э
Andr. polifolia	*Calluna vulg.*	0.50	0.22	д
Calluna vulg.	*Avenella flex.*	0.32	0.01	д
Avenella flex.	*Calluna vulg.*	0.80	0.02	д
Calluna vulg.	*Trientalis eur.*	0.48	0.02	д
Trientalis eur.	*Calluna vulg.*	1.00	0.04	д
Andr. polifolia	*Avenella flex.*	−0.92	0.00	э
Avenella flex.	*Andr. polifolia*	−1.10	0.00	э
Andr. polifolia	*Trientalis eur.*	−0.08	0.00	э
Trientalis eur.	*Andr. polifolia*	−0.08	0.00	э
Avenella flex.	*Trientalis eur.*	0.20	0.34	к
Trientalis eur.	*Avenella flex.*	0.17	0.50	к

Примечание. П — пересечение экологических амплитуд вида А по В; Д — коэффициент Дайса (пересечение встречаемостей) вида А по В; Инт. — интерпретация связи: д — дискомфорт, к — комфорт (возможное влияние вида В на А), э — связь имеет экологические причины. Сокращения названий видов: *V. myrtillus — Vaccinium myrtillus*, *V. — Vaccinium*, *C. globularis — Carex globularis*, *Er. vaginatum — Eriophorum vaginatum*, *Rubus cham. — Rubus chamaemorus*, *Ox. palustris — Oxycoccus palustris*, *Emp. nigrum — Empetrum nigrum*, *Mel. pratense — Melampyrum pratense*, *Ledum pal. — Ledum palustre*, *Cham. calyc. — Chamaedaphne calyculata*, *Juncus filif. — Juncus filiformis*, *Calluna vulg. — Calluna vulgaris*, *Andr. polifolia — Andromeda polifolia*, *Avenella flex. — Avenella flexuosa*, *Trientalis eur. — Trientalis europaea*.

ТАБЛИЦА 5

Соотношение типов взаимоотношений между видами растений травяно-кустарничкового яруса (%)

Группы растений	Тип взаимоотношений, %			
	д	к	д + к	э
Травы и кустарнички, всего	66	9	75	25
Кустарнички	67	10	77	23
Травы	52	12	64	36
Кустарнички на травы	70	6	76	24
Травы на кустарнички	69	10	79	21
Верхний подъярус	87	3	90	10
Нижний подъярус	52	13	65	35
Верхний подъярус на нижний подъярус	82	0	82	18
Нижний подъярус на верхний подъярус	66	15	82	18

Примечание. Верхний подъярус — *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*; нижний подъярус — *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polifolia*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Carex nigra*, *Juncus filiformis*. *Carex cinerea*, *Avenella flexuosa*, *Trientalis europaea*. д — дискомфорт, к — комфорт, э — связь имеет экологические причины.

но с соотношением в моховом покрове. Взаимодействия наблюдаются в 75 % случаев и лишь 25 % являются экологическими — при этом полностью преобладают дискомфортные отношения (65 %). Отличие заключается в том, что между видами трав и кустврничков комфортные отношения встречаются в 2 раза реже (9 против 16 %). Это может объясняться тем, что при перераспределении ресурсов среды между растениями этого яруса существует взаимоограничение и конкуренция не только за воду, но и свет, и питательные вещества. В некоторых случаях возникновение комфортных отношений трудно объяснить. Например, для пар видов *Vaccinium vitis-idaea—Oxycoccus palustris*, *Vaccinium vitis-idaea—Chamaedaphne calyculata*, *Carex globularis—Avenella flexuosa*, *Oxycoccus palustris—Calluna vulgaris* и др. Не исключено, что причина заключается в неверном определении экологических амплитуд по увлажнению для некоторых видов. Несомненно, что экологическая амплитуда *Melampyrum pratense* шире, чем примененный нами диапазон (он не пересекается или слабо пересекается с амплитудами большинства видов). Кроме того, *M. pratense* находится в симбиотических отношениях со многими видами и эти отношения, по-видимому, не имеют негативного характера. В результате у *M. pratense* почти со всеми видами обнаружились комфортные отношения. При подсчете процентной доли различных типов взаимоотношений (табл. 5) мы этого вида не учитывали. Для *Eriophorum vaginatum* также определено комфортное влияние на большинство видов. В этом случае объяснением может служить то, что этот вид, разрастаясь, образует более или менее плотную дернину и небольшую кочку. Таким образом, создаются благоприятные условия (дренаж, накопление органики) для таких видов, как *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia*.

Далее мы рассмотрели соотношение типов взаимоотношений между видами, разделив их на подъярусы. К первому подъярусу отнесены крупные кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*. Ко второму подъярусу — *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polifolia*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Carex nigra*, *Juncus filiformis*, *Carex cinerea*, *Avenella fle-*

xuosa, *Trientalis europaea*. Соотношение типов связей для верхнего и нижнего подъярусов различно. В нижнем подъярусе количество связей, определяемых пересечением экологических амплитуд («э»), в 3 раза больше (35 %), чем в верхнем подъярусе (13 %); число же дискомфортных взаимодействий в 1.5 раза меньше. Это отличие, вероятно, объясняется отношением к влаге составляющих подъярус видов. Среднее пересечение экологических амплитуд для верхнего подъяруса — 0.76 (дискомфортные взаимодействия составляют 87 %), для нижнего подъяруса соответственно 0.16 (дискомфортные взаимодействия — 52 %). Подобные соотношения наблюдаются и в моховом покрове. В группах зеленых и сфагновых мхов экологические амплитуды значительно пересекаются (0.53 и 0.58 соответственно) и дискомфортные взаимодействия составляют 83 и 70 %. Между этими группами пересечение амплитуд невелико (0.26 и 0.21) и дискомфортные взаимодействия возникают гораздо реже (зеленые мхи отрицательно влияют на сфагновые в 56 % сочетаний, а сфагновые на зеленые — в 22 %). Очевидно, что для взаимодействующих видов со сходными потребностями в каком-либо ресурсе среды (в нашем случае это вода) негативные последствия при распределении этого ресурса в случае его даже временного дефицита возникают чаще и в большей мере.

Виды верхнего подъяруса влияют на виды нижнего подъяруса чаще отрицательно. По-видимому, в этом случае играет роль перехват света верхним подъярусом.

Далее мы разделили мхи на группы по экологическим характеристикам и строению куртины: сфагновые мхи I — крупные мхи со вздуто облиственными «толстыми» веточками, образующие плотные куртины (*Sphagnum magellanicum*, *S. centrale*); сфагновые мхи II — с «тонкими» веточками, образующие рыхлые куртины (*Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*, *S. squarrosum*) и *Aulacomnium palustre*; зеленые мхи — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum majus*, *Pohlia nutans*; политриховые мхи — *Polytrichum commune*, *P. strictum*.

Среди взаимоотношений между видами травяно-кустарничкового яруса и группами мхов опять же преобладают взаимодействия (табл. 6). Однако дискомфортных взаимодействий несколько меньше, чем между видами одного яруса.

Особый интерес представляют взаимоотношения видов травяно-кустарничкового яруса со сфагновыми мхами, которые по-разному складываются для групп I и II сфагновых мхов. Травяно-кустарничковый ярус чаще создает дискомфортные условия для сфагновых мхов обеих групп. Но если мхи первой группы влияют на развитие трав и кустарничков также негативно благодаря своему плотному мощному ковру, то мхи второй группы не создают дискомфорта для трав и кустарничков. Такие взаимоотношения, видимо, объясняются тем, что побеги трав и кустарничков разрыхляют сомкнутый покров сфагновых мхов, тем самым увеличивая испарение воды и нарушая водный режим сфагнумов. Сфагновые мхи II группы в отличие от мхов I группы образуют менее плотный и не такой мощный ковер, который не препятствует аэрации и поддерживает оптимальный водный режим для трав и кустарничков. Об этом свидетельствует и необычно высокая частота (41 %) благоприятных воздействий сфагновых мхов II группы на травы и кустарнички (экологические отношения составили 59 %).

Взаимоотношения зеленых мхов с видами травяно-кустарничкового яруса в целом имеют менее негативный характер. Значительную долю составляют комфортные — 35 % и экологические (вызванные соотношением экологических ампли-

ТАБЛИЦА 6

Соотношение типов взаимоотношений между видами травяно-кустарничкового яруса и группами видов мхов (%)

Группы растений	Тип взаимоотношений, %			
	д	к	д + к	э
Травы и кустарнички — группы мхов, всего	54	16	70	30
Сфагновые мхи I на травы и кустарнички	53	6	59	41
Травы и кустарнички на сфагновые мхи I	71	0	71	29
Сфагновые мхи II на травы и кустарнички	0	41	41	59
Травы и кустарнички на сфагновые мхи II	76	12	88	12
Зеленые мхи на травы и кустарнички	29	41	71	29
Травы и кустарнички на зеленые мхи	35	29	65	35
Политриховые мхи на травы и кустарнички	88	0	88	12
Травы и кустарнички на политриховые мхи	76	0	76	24

Примечание. Сфагновые мхи I — *Sphagnum magellanicum*, *S. centrale*; сфагновые мхи II — *Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*, *S. squarrosum* и *Aulacomnium palustre*; зеленые мхи — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum majus*, *Pohlia nutans*; политриховые мхи — *Polytrichum commune*, *P. strictum*. Остальные обозначения те же, что и в табл. 5.

туд) — 32 % отношения. Рыхлые коврики зеленых мхов благоприятны для развития трав и кустарничков, а побеги и корневые системы последних не нарушают водного режима в их куртинах, менее влаголюбивых, чем сфагновые мхи.

Особое место занимают взаимодействия политриховых мхов с травами и кустарничками — они воздействуют друг на друга только отрицательно. Негативные (может быть, и антагонистические) отношения между видами травяно-кустарничкового яруса и *Polytrichum commune* несомненны, но для установления их конкретных причин необходимы дополнительные исследования. Возможно, плотный ковер этого мха, представляющий собой тесное переплетение стеблей, препятствует развитию и укоренению большинства видов трав и кустарничков.

Столь же отрицательные отношения *P. commune* со сфагновыми мхами вызываются перераспределением влаги не в пользу первого (Журавлева, Ипатов, 2003).

Таким образом, можно отметить, что связи между видами часто имеют асимметричный характер. В 25 % случаев они определяются соотношением экологических амплитуд по увлажнению, в большинстве случаев имеют место взаимодействия (чаще дискомфортные, значительно реже комфортные). Дискомфорт возникает при значительном пересечении экологических амплитуд, т. е. при высоком сходстве потребностей во влаге (сфагновые мхи, *P. commune*). Сфагновые мхи, имеющие менее плотное сложение ковра, создают для трав и кустарничков наиболее благоприятные условия. Взаимоотношения трав и кустарничков с зелеными мхами значительно чаще имеют благоприятный характер, чем их взаимоотношения с другими группами мхов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и программы «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*) и *Polytrichum commune* (*Polytrichaceae*) в заболоченных сосновых лесах // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 20—27.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 702—712.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The influence of environmental factors on species distribution of moss and herb-dwarf-shrub layers in boggy pine forests is investigated. Species co-occurrence and the overlapping of their ecological ranges according Ramensky scales is compared. Different types of interrelations between plant species are revealed. The dominance of negative interactions is established.

ТОМ 90 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2005, № 10

УДК 581.3 (5582.912.46)

© Г. М. Анисимова, И. И. Шамров, О. В. Яковлева

СЕМЯЗАЧАТОК, СЕМЯ И ГЕТЕРОСПЕРМИЯ У *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*)

G. M. ANISIMOVA, I. I. SHAMROV, O. V. YAKOVLEVA.
OVULE, SEED AND HETEROSPERMY IN *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu; olga@KD1537.spb.edu; olgayak1945@mail.ru

Поступила 30.12.2004

В паракарпно-синкарпном гинецее *Vaccinium myrtillus* семязачатки развиваются на плацентах разной морфологической природы: в верхней части плацентация — париетальная, в средней части — сутурально-угловая и нижней части — центрально-угловая. Формированию примордия семязачатка предшествуют периклинальные деления клеток как субэпидермального, так и нижележащих слоев плаценты. Семязачатки ана-кампилотропные, медионуцеллятные, унитегмальные, лептохалазальные и сессильные. Халазальная зона нуцеллуса трансформируется в постаменто-подиум. Интегумент эпидермального происхождения, с типичным эндотелием. Гипостаза в сформированном семязачатке имеет форму чаши и состоит из 2—3 слоев тонкостенных клеток. Нуцеллус, эндотелий и гипостаза в зрелом семени не сохраняются. Семенная кожура образована клетками наружной эпидермы интегумента (экзотестальные семена) и остатками клеток интегументальной паренхимы. В семязачатке развиваются 1-клеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор и затем зародышевый мешок Polygonum-типа. Эндосперм целлюлярный (Annona-вариация), с микропилярным и халазальным гаусториями. Эмбриогенез соответствует Solanad-типу. Зрелый зародыш крупный, прямой или слегка изогнутый, хорошо дифференцирован на органы: короткие семядоли, длинный гипокотиль и апексы стебля и корня. В развитии семязачатка и семени выявлены аномалии. *V. myrtillus* присуще явление гетероспермии: семена внутри плода различаются по форме, размерам, цвету, а также степени развития зародыша, эндосперма и семенной кожуры.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, *Ericaceae*, семязачаток, семя, морфогенез, аномалии, гетероспермия.

Черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), относящаяся к группе ползучих и вегетативно подвижных кустарничков, является доминантом травяно-кустарничкового яруса целого ряда растительных сообществ лесной зоны. *V. myrtillus* — ценнейшее пищевое и лекарственное растение. На продуктивность черники влияют условия окружающей среды (Kardell, Eriksson, 1983; Belonogova, 1988; Raatikainen, 1993). Интерес многих авторов к этому виду связан с выявлением воздействия различных факторов загрязнения на прохождение репродукционных процессов. Изучаются особенности вегетативного и семенного размножения, в том числе семенная продуктивность и жизнеспособность семян (Мазная, Лянгузова, 1995, 1997; Лянгузова, Мазная, 1996; Мазная, Анисимова, 2000). Однако эмбриология черники в отличие от других видов рода *Vaccinium* (Peltrison, 1904; Stevens, 1919; Merrill, 1936; Gilbert, 1952; Bell, Burchill, 1955; Bell, 1957; Stushnoff, Hough, 1968) изучена недостаточно полно. В литературе существуют лишь отрывочные данные по строению пыльника и семязачатка (Samuelsson, 1913). Наиболее полные сведения приведены по эмбриогенезу (Veillet-Bartoszewska, 1958) и строению зрелого семени (Никитин, Панкова, 1982; Черняковская, 1992). Нами ранее были изучены некоторые аспекты развития семязачатка (Anisimova, Shamrov, 2000a). Настоящее исследование посвящено анализу процессов мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка, зародыша, эндосперма и семени в целом, с особым вниманием на выявление причин, приводящих к гетероспермии и снижению потенциальной семенной продуктивности. При анализе структур семязачатка мы используем классификацию, предложенную одним из авторов статьи (Шамров, 1999).

Материал и методика

Сбор материала для эмбриологического исследования черники обыкновенной проводился в местах естественного произрастания (Кировский, Приозерский и Приморский районы Ленинградской обл.) в течение 1992—2004 гг. Для световой микроскопии бутоны, цветки, завязи и зрелые плоды фиксировали в смеси FAA (70%-й этиловый спирт, 40%-й формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Паушева, 1974).

Были применены различные красители, позволившие выявить структурные изменения в тканях семязачатка и семени. Срезы толщиной 10—14 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену, гематоксилином по Гейденгайну, генциан-виолетом по Ньютону (окраска ядер и выявление в них хроматина). Для подкраски цитоплазмы использовали гематоксилин по Эрлиху, светлый зеленый, оранж «G» в гвоздичном масле, а клеточных оболочек — алциановый синий. Были также использованы гистохимические методики: 1) ШИК-реакция (Дженсен, 1965) на полисахариды клеточных оболочек, а также на крахмал (параллельно реакция с раствором йода в йодистом калии); 2) окраска процноновыми красителями для одновременного выявления белков (ярко-синий RS) и нерастворимых углеводов (ярко-красный 2BS) (Иванов, Литинская, 1967). Исследование проводили с помощью микроскопов разного типа: светооптического — Amplival (анализ постоянных препаратов), стереоскопического — МБС-1 и сканирующего — JSM-35, JEOL, Hitachi (структура зрелых семян). Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА-7У.

Для исследований с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) семена фиксировали в смеси глутаральдегид-формальдегид на 0.1 М фосфатном буфере, промывали фосфатным буфером и затем проводили дофиксацию 2%-й четырехокисью осмия. Материал обезвоживали в серии ацетона возрастающих концентраций и заливали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut E (Reichert-Jung). Срезы окрашивали цитратом свинца. В клеточных оболочках выявляли соединения кремния (Stoermer et al., 1965). Для этого сеточки с ультратонкими срезами, окрашенными цитратом свинца, помещали на 5—10 мин в 1%-ю плавиковую кислоту, после чего промывали дистиллированной водой и высушивали. Изучение материала и фотографирование ультратонких срезов семян проводили с помощью ТЭМ Tesla BS-500.

Результаты и обсуждение

Цветок: андроцей и гинецей. В цветке *Vaccinium myrtillus* развивается обычно 10 сросшихся тычинок, пыльники которых вскрываются апикальной порой. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, сохраняются в тетрадах (рис. 1, *1*—*4*). Гинецей

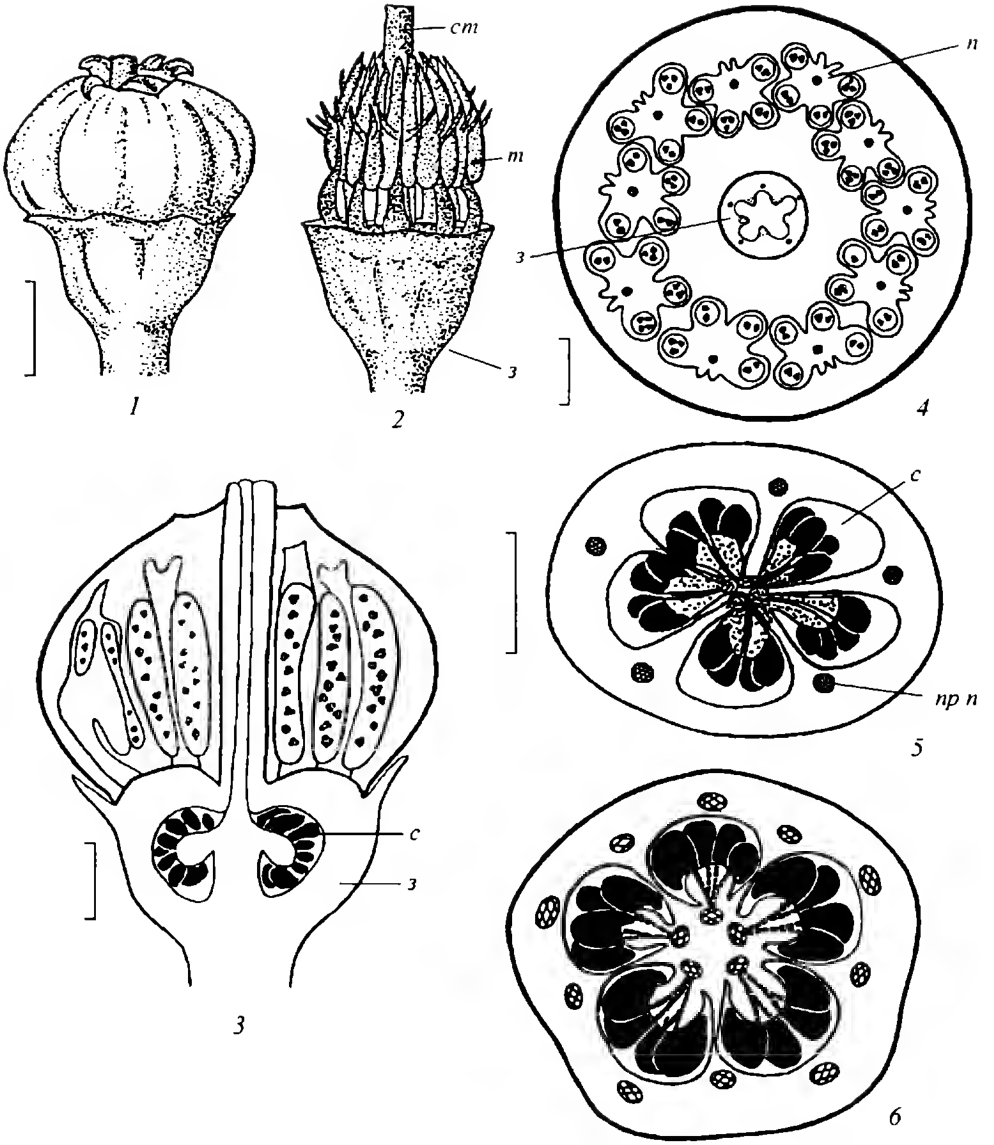


Рис. 1. Строение цветка и его генеративных структур у *Vaccinium myrtillus*.

1 — общий вид цветка; *2* — общий вид цветка без венчика; *3* — строение цветка на продольном срезе; *4* — цветок на уровне тычинок и верхней части завязи на поперечном срезе; *5*, *6* — средняя часть (*5*) и основание завязи (*6*) на поперечном срезе. *з* — завязь, *п* — пыльники, *пр п* — проводящий пучок, *с* — семязачатки, *ст* — столбик, *т* — тычинки. Масштабная линейка — 300 мкм.

образован 5 плодолистиками. Завязь нижняя (рис. 1, *2*, *3*), и ее строение различается относительно продольной оси гинецея: в верхней части она одногнездная (рис. 1, *4*), в средней части и основании — ложно 5-гнездная в результате соприкосновения, а затем срастания плацент в центре гинецея (рис. 1, *5*, *6*), при этом в средней части завязи границы плацент четко видны за счет эпидермальных густоплазменных и, возможно, секреторных клеток. Гинецей подобного строения мы классифицируем как паракарпно-синкарпный, хотя ранее для представителей других семейств он был определен как многокамерно-паракарпный, или вторично-синкарпный (Тахтаджян, 1964).

Многочисленные семязачатки развиваются на выростах плацент разной морфологической природы: в верхней части (до границы со столбиком) плацентация париетальная, в средней части — сутурально-угловая и нижней части — центрально-угловая (рис. 1, *4—6*; табл. I, *1*). На плаценте они располагаются в 2 ряда с небольшим смещением относительно друг друга (рис. 1, *5*, *6*). Количество семязачатков в завязи варьирует и составляет в среднем 90—93 шт. В завязи проходят 5 проводящих пучков: 1 пучок в стенке каждого плодолистика. Ближе к основанию дифференцируются дополнительно 5 периферических проводящих пучков в областях соединения смежных плодолистиков и 5 пучков в центре завязи в местах соприкосновения плацент. От каждого центрального пучка в семязачатки отходят дихотомически ветвящиеся тяжи прокамбиальных клеток (рис. 1, *5*, *6*).

Примордий семязачатка. Образованию примордия предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В субэпидерме плаценты клетки делятся сначала только антиклинально. Но постепенно в ней выделяются 3 крупные клетки, которые приступают к периклинальным делениям. В нижележащих слоях деления клеток ориентированы различно, но все же доминируют периклинальные деления (рис. 2, *1*, *2*). Возникает примордий семязачатка, связанный прокамбиальными тяжами клеток с плацентарным проводящим пучком. В нем можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (археспориальная клетка), латеральную (субэпидермальный слой) и базальную (3—5 продольных рядов клеток) (рис. 2, *3*).

Дифференциация примордия семязачатка начинается с инициации интегумента из клеток эпидермы. На этом уровне выделяются центральные инициали гипостазы. Апикальная часть примордия семязачатка над интегументом и гипостазой представляет собой нуцеллус (его формирование происходит преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермального слоя плаценты), а базальная часть — халазу (рис. 2, *3*).

Нуцеллус. В нем топографически, не считая эпидермы, выделяются 2 слоя: субэпидермальный (латеральная область по отношению к мегаспороциту) и ряд клеток под мегаспороцитом (базальная область) (рис. 2, *4*). Особенностью строения нуцеллуса является отсутствие строгой радиальной симметрии, что проявляется в частичной редукции субэпидермальных слоев, которые на поперечных срезах не образуют сплошных колец. Вследствие этого на продольных немедианных срезах в халазальной зоне нуцеллуса можно обнаружить 5, 3 либо только 1 слой клеток (рис. 2, *4*, *5*).

В ходе развития клетки нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки, самые крупные на первых стадиях, постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся удлиненными, а в цитоплазме начинается деструкция содержимого. Наиболее отчетливо эти процессы выявляются со стадии функционирующей мегаспоры (рис. 3, *5*). После дегенерации апикальных клеток эпидермы в основании 2-ядерного зародышевого мешка образуется колонковидная структура — постаменто-подиум, клетки которого имеют удлиненную форму и более плотную цитоплазму (рис. 3, *1*). Еще во время формирования зародышевого мешка клетки постаменто-подиума начинают разрушаться (рис. 3, *2*, *3*) и в семязачатке перед оплодотворением видны лишь их темноокрашенные остатки (рис. 3, *4*).

В литературе семязачаток у видов сем. *Ericaceae* характеризуется как тенуинуцеллятный. На основании результатов исследования по формированию и строению нуцеллуса мы пришли к выводу, что семязачаток у *V. myrtillus* следует характери-

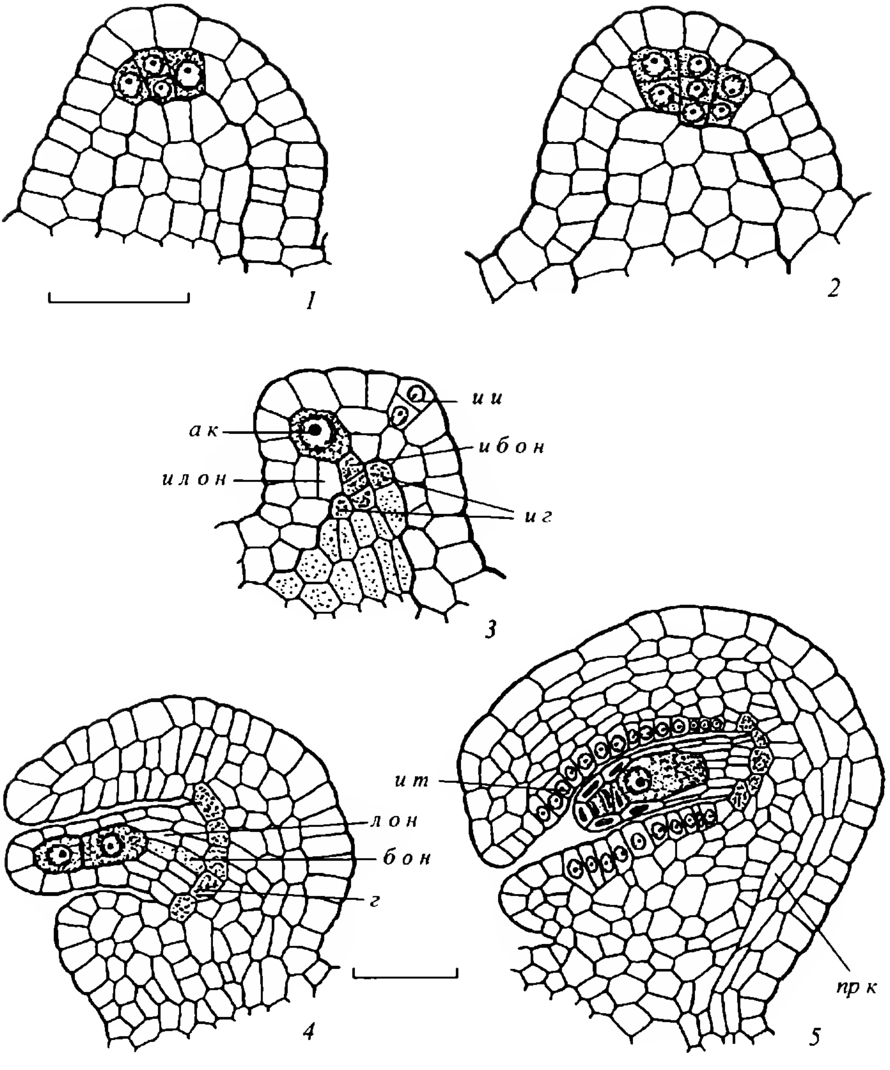


Рис. 2. Ранние стадии развития семязачатка.

1, *2* — периклинальные деления клеток в субэпидермальном слое плаценты, дающие начало формированию нуцеллуса; *3* — дифференциация структур в примордии семязачатка; *4*, *5* — строение семязачатка во время мегаспорогенеза. *ак* — археспориальная клетка, *бон* — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса, *иг* — инициали гипостазы, *ии* — инициали интегумента, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *ит* — интегументальный тапетум, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *пр к* — прокамбиальные клетки. Масштабная линейка — 30 мкм.

зовать как медионуцеллятный (париетальная ткань отсутствует, однако имеются 2-слойная латеральная и 1-слойная базальная области нуцеллуса). Такой тип семязачатка близок к тенуинуцеллятному (эфемерный нуцеллус, наличие интегументального тапетума). Различия во взглядах на тип нуцеллуса связаны, возможно, со спецификой строения нуцеллуса — асимметрией его субэпидермальных слоев. Вследствие этого внутренние слои нуцеллуса не всегда можно четко выявить на продольных срезах семязачатка. Такая же особенность строения нуцеллуса характерна, например, для *Listera ovata* из сем. *Orchidaceae* (Шамров, Никитичева, 1992), *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994), *Cytinus rub-*

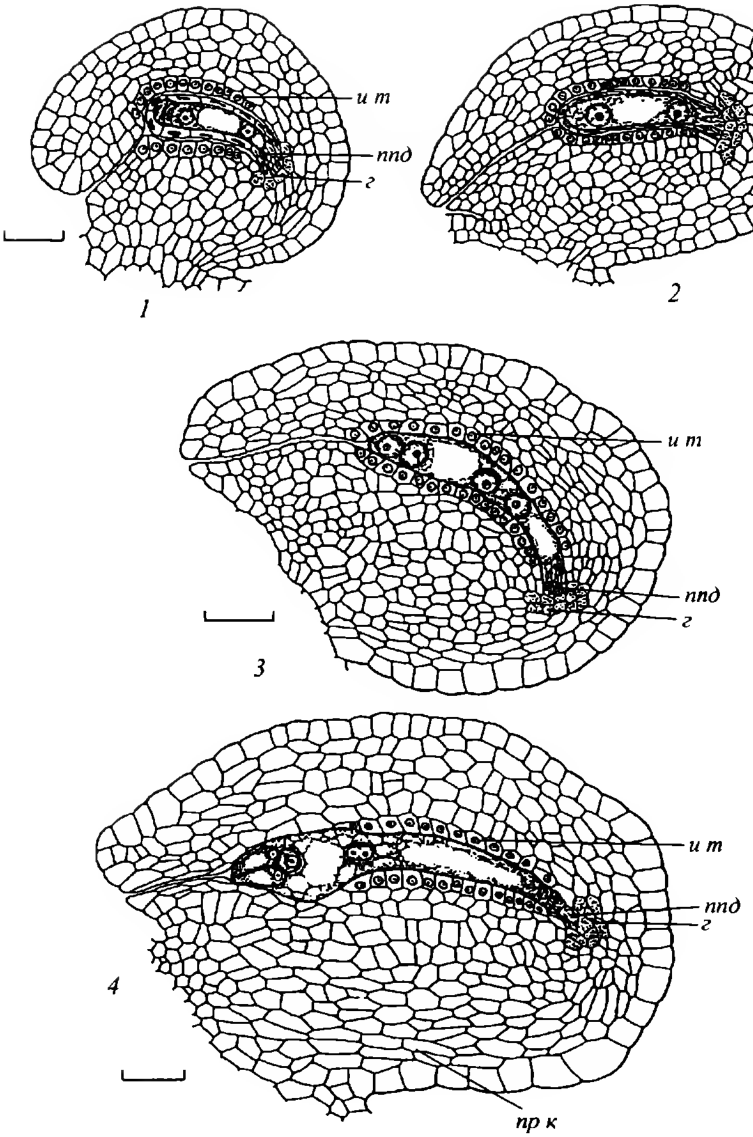


Рис. 3. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка.

1, *2* — 2-ядерный зародышевый мешок; *3* — 4-ядерный зародышевый мешок; *4* — зрелый зародышевый мешок. *ппд* — постаменто-подиум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка — 30 мкм.

ber из сем. *Rafflesiaceae* (по препаратам, любезно предоставленным Э. С. Терехиным и Г. М. Анисимовой). У *V. myrtillus* впервые, исходя из данных по развитию и строению нуцеллуса, выявлена такая специфическая структура, как постаменто-подиум, характерная для видов с медионуцеллятными семязачатками.

Как было отмечено, нуцеллус у *V. myrtillus* эфемерный и обычно разрушается на ранних стадиях развития зародышевого мешка (2-, 4-ядерная стадии). Однако у многих видов *Vaccinium* отмечены случаи, когда время его дегенерации смещалось на 8-ядерную стадию и даже на период после опыления. Временные нарушения в дегенерации нуцеллуса сопровождались отклонениями в формировании за-

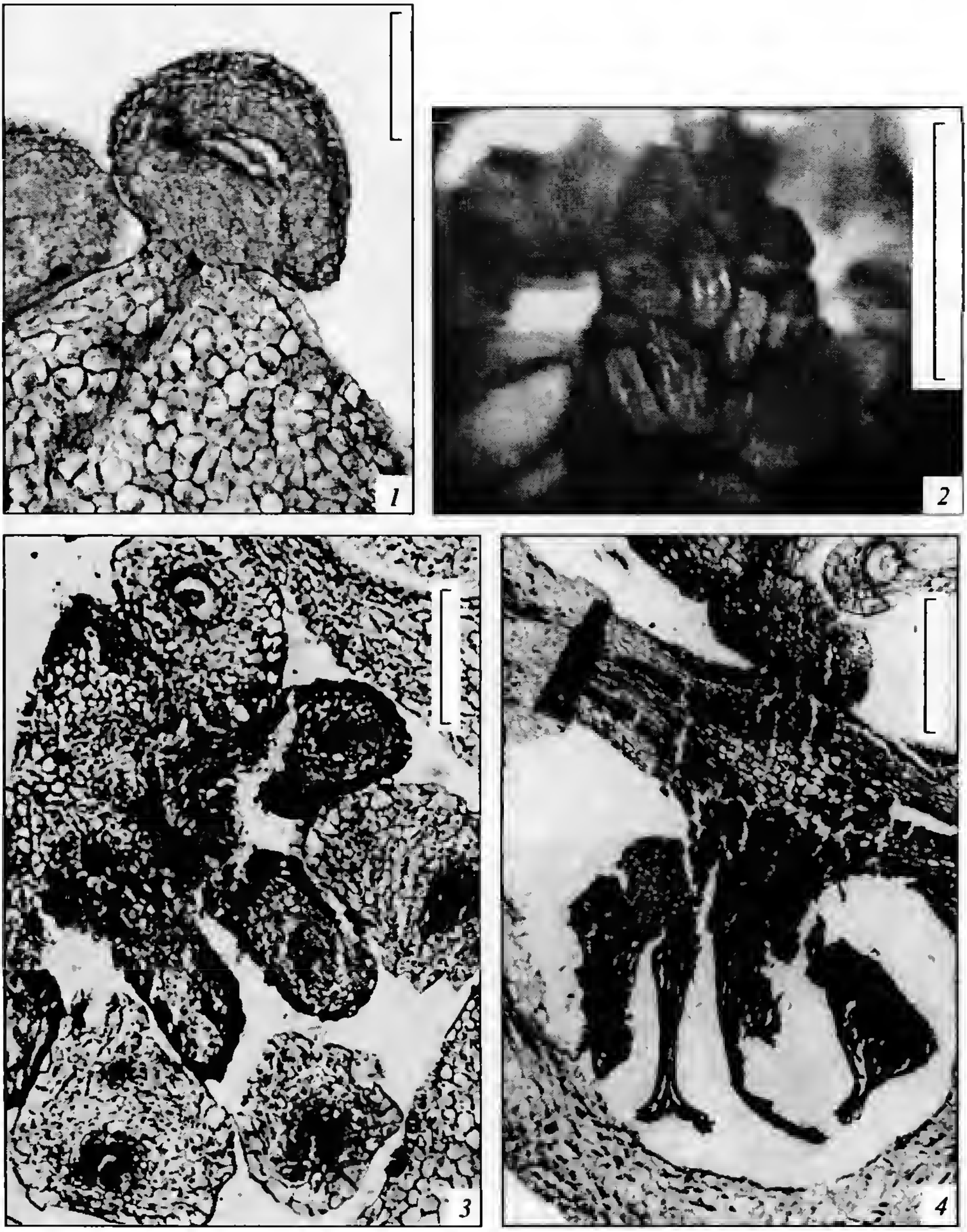


Таблица I. Отдельные стадии развития семязачатка и семени у *Vaccinium myrtillus*.

1 — семязачаток на плаценте перед оплодотворением; *2* — внешний вид формирующихся семян вскоре после оплодотворения, видна гетерогенность семян по размерам; *3* — аберрантные семена с признаками дегенерации, отличающиеся от других нормально развивающихся семян преждевременным накоплением слизи в клетках эпидермы; *4* — большая часть семян в завязи дегенерирует. Масштабные линейки, мкм: *1* — 15, *2*—*4* — 30.

К с. 1505

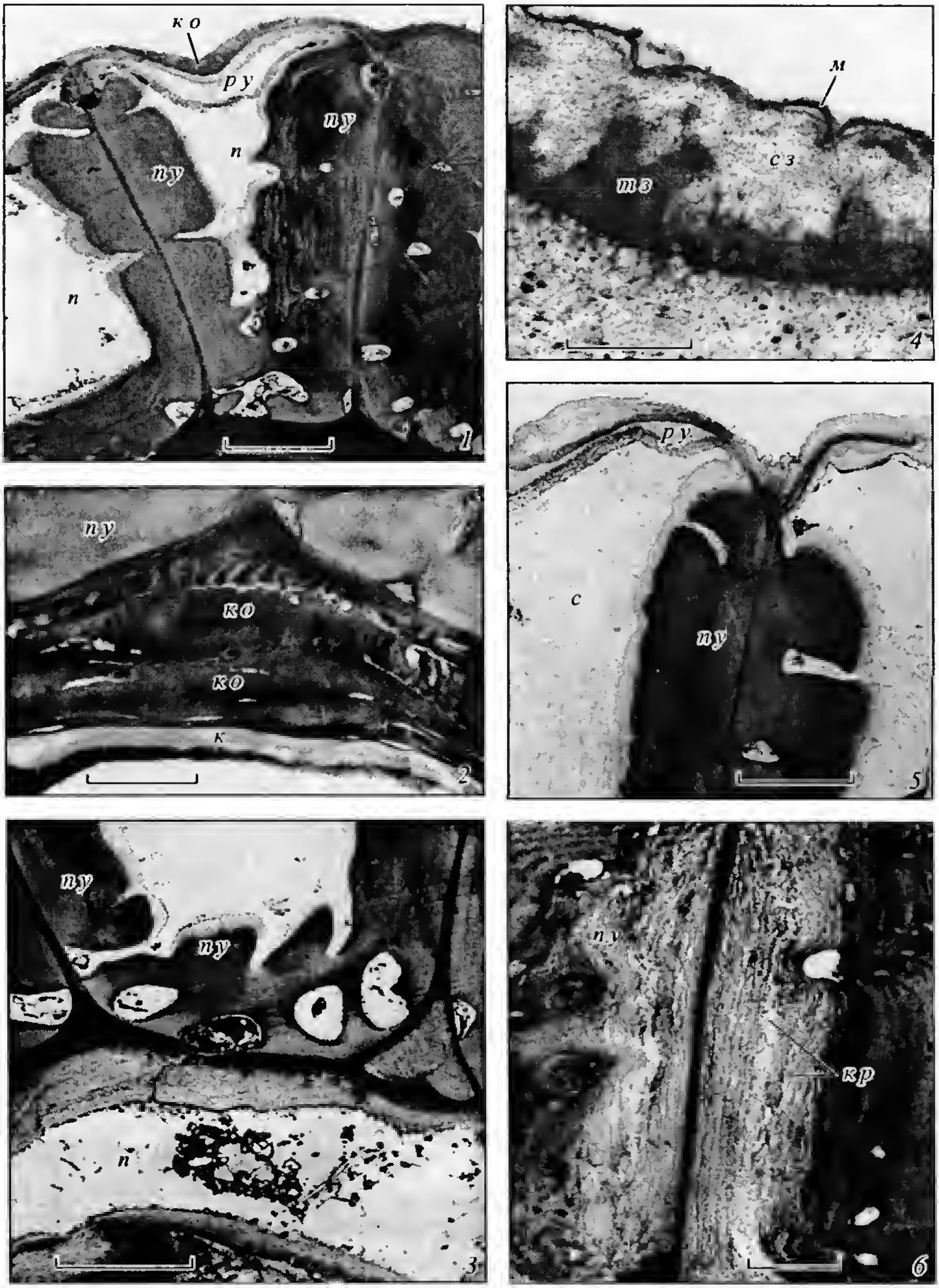


Таблица II. Ультраструктура клеток семенной кожуры у *Vaccinium myrtillus*.

1 — общий вид клетки экзотесты; *2* — облитерированные клетки субэпидермального слоя; *3* — фрагмент полости клетки субэпидермального слоя; *4* — фрагмент наружной периклинальной клеточной стенки экзотесты; *5* — фрагмент наружной периклинальной и антиклинальной клеточных стенок с утолщениями; *6* — фрагмент антиклинальной клеточной стенки после обработки плавиковой кислотой (электронно-светлые участки — места локализации соединений кремния). *к* — кутикула, *к о* — клеточная оболочка, *кр* — места локализации соединений кремния, *м* — мембрана, *п* — полость клетки, *п у* — плотное вторичное утолщение, *р у* — рыхлое вторичное утолщение, *с з* — светлая зона, *т з* — темная зона. Масштабные линейки, мкм: *1, 3, 5* — 10; *2, 6* — 5; *4* — 1.

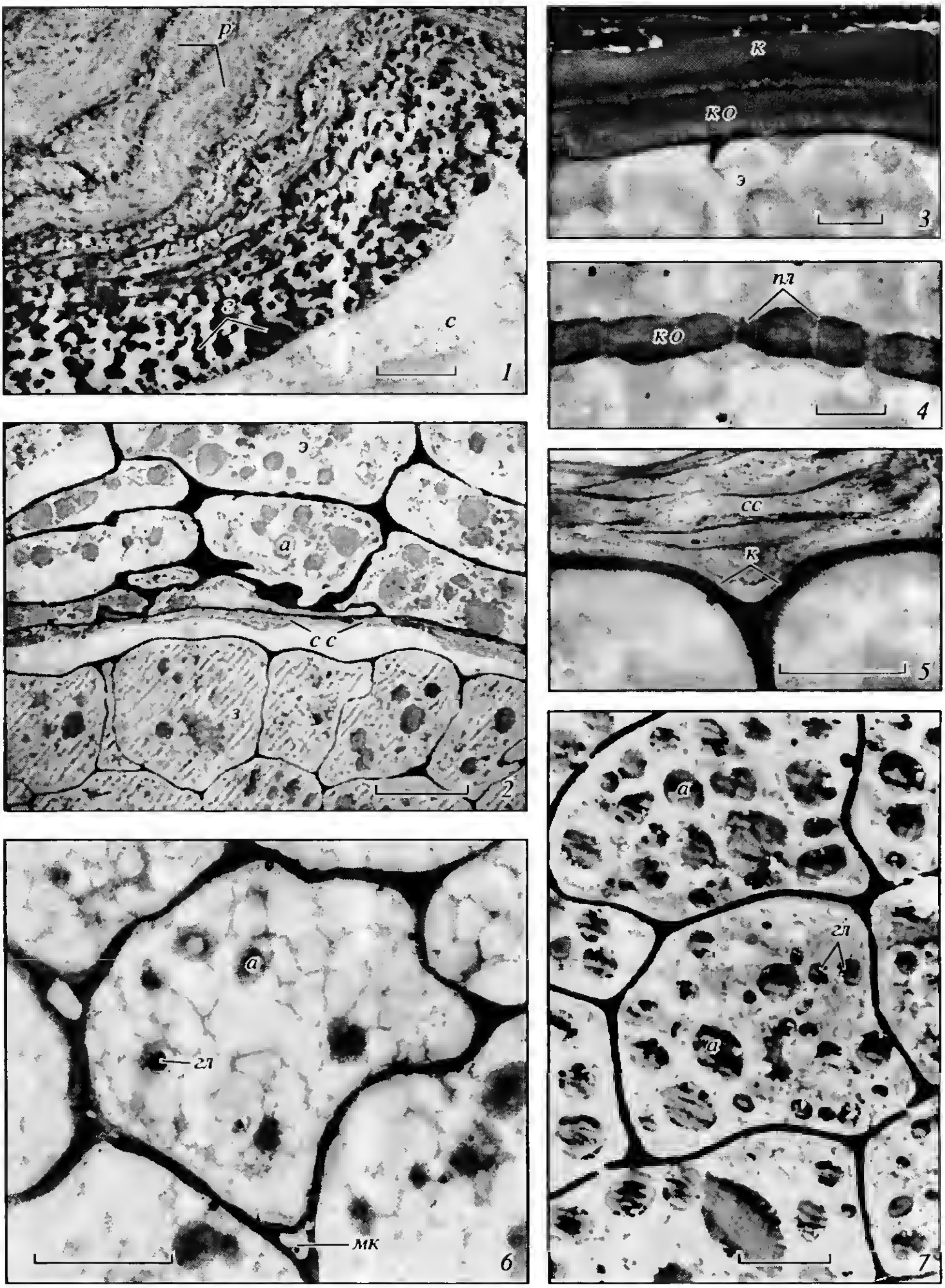


Таблица III. Ультраструктура клеток семени у *Vaccinium myrtillus*.

1 — фрагмент рыхлого утолщения наружной периклинальной клеточной стенки экзотесты; *2* — фрагмент эндосперма на границе с зародышем; *3* — кутикула на периклинальной клеточной стенке эндосперма; *4* — плазмодесмы в клеточной оболочке эндосперма; *5* — кутикула на эпидермальных клетках зародыша; *6* — общий вид клетки зародыша; *7* — общий вид клетки эндосперма. *а* — алейроновое зерно, *г* — электронно-плотные гранулы, *гл* — кристаллический глобоид, *з* — зародыш, *мк* — межклетник, *пл* — плазмодесмы, *р* — ряды фибриллярного вещества с перекрестно-ламеллярной структурой, *с* — слизь, *с с* — слизистый слой, *э* — эндосперм. Остальные обозначения, как на табл. II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *4*, *5* — 1; *2*, *7* — 10; *6* — 3.

К с. 1510

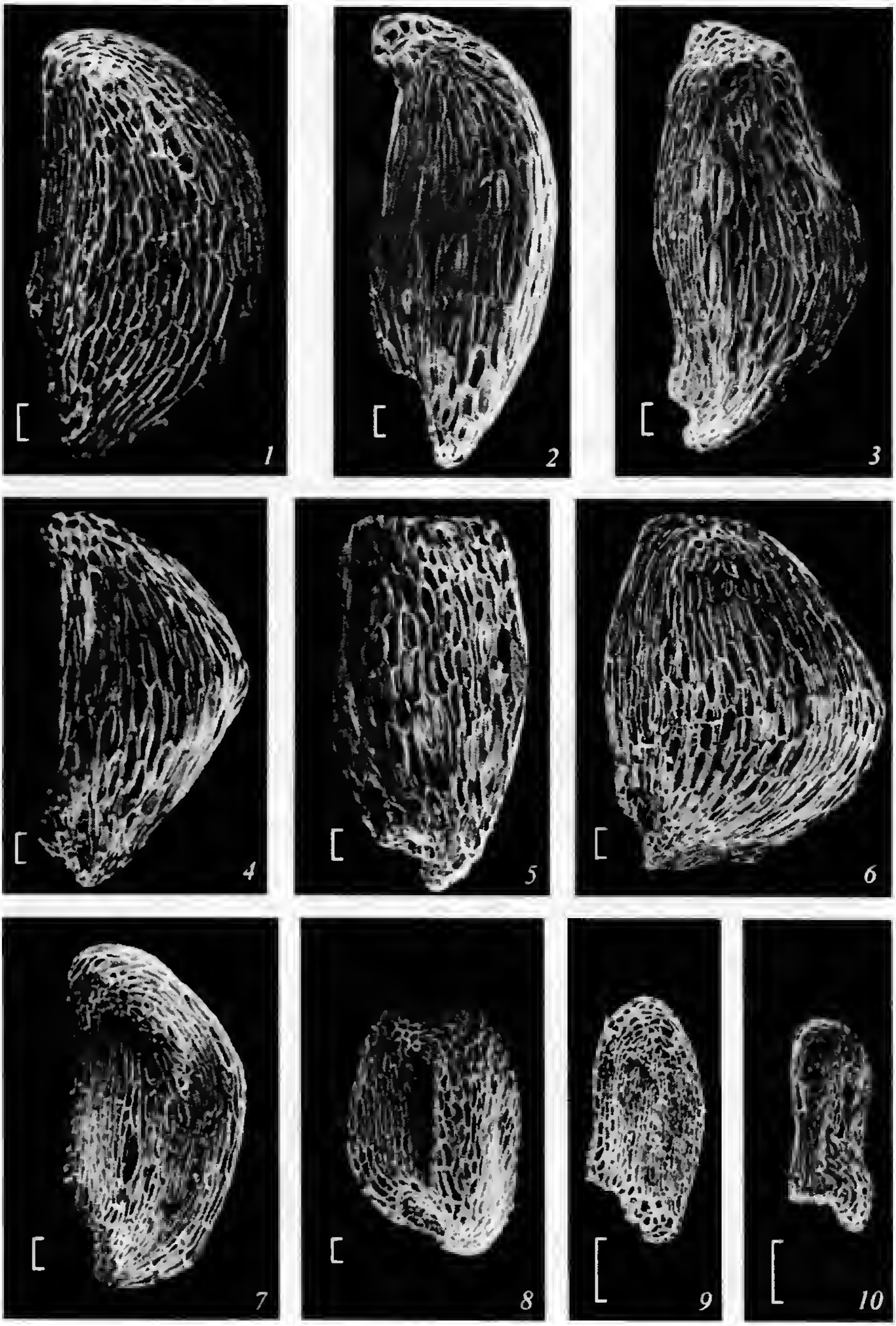


Таблица IV. Морфология семян у *Vaccinium myrtillus*.

1—10 — внешний вид семян крупной (*1—6*), средней (*7, 8*) и мелкой (*9, 10*) фракций. Масштабная линейка — 100 мкм.

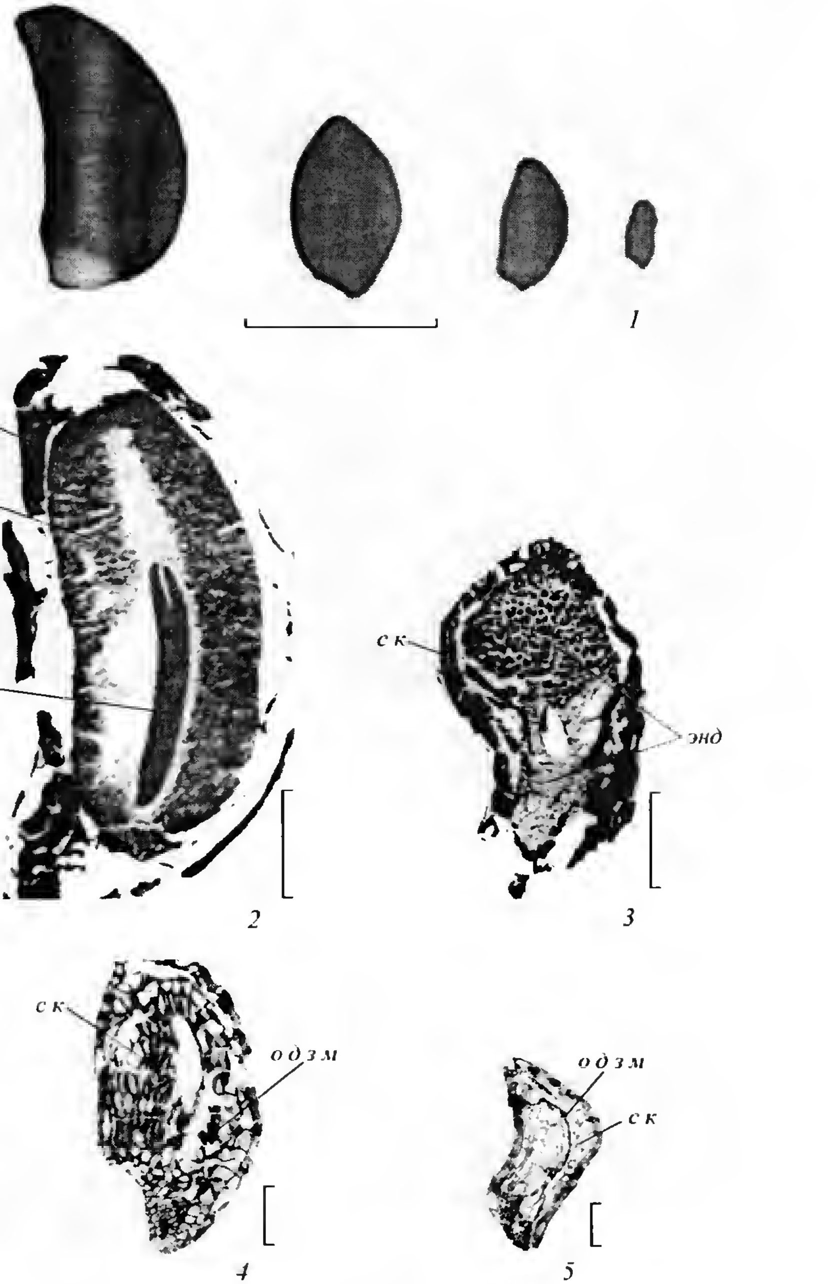
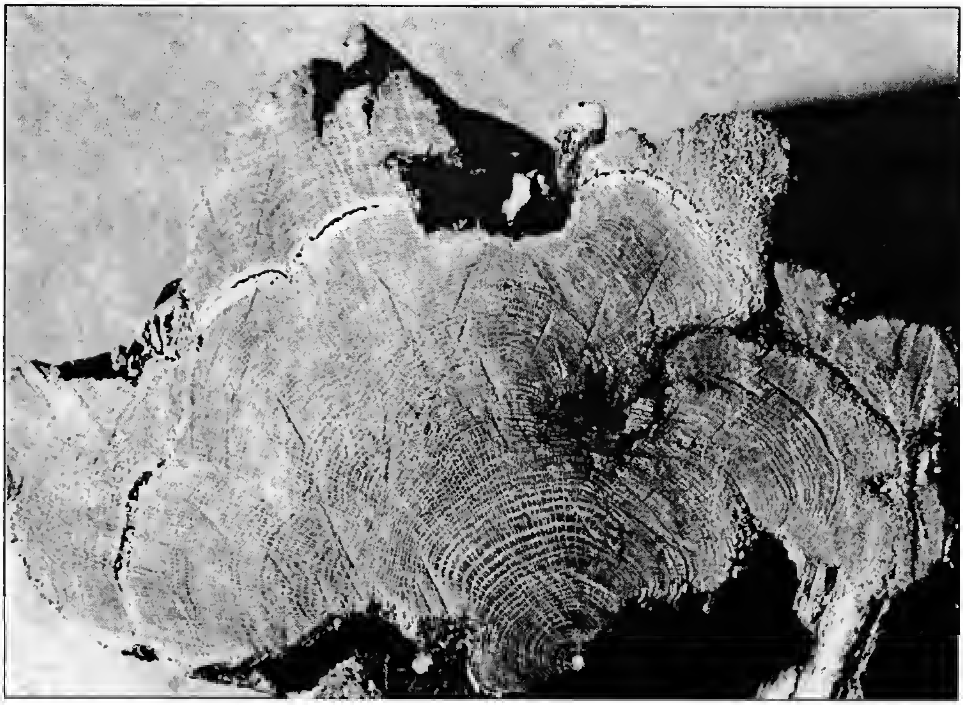


Таблица V. Гетероспермия у *Vaccinium myrtillus*.

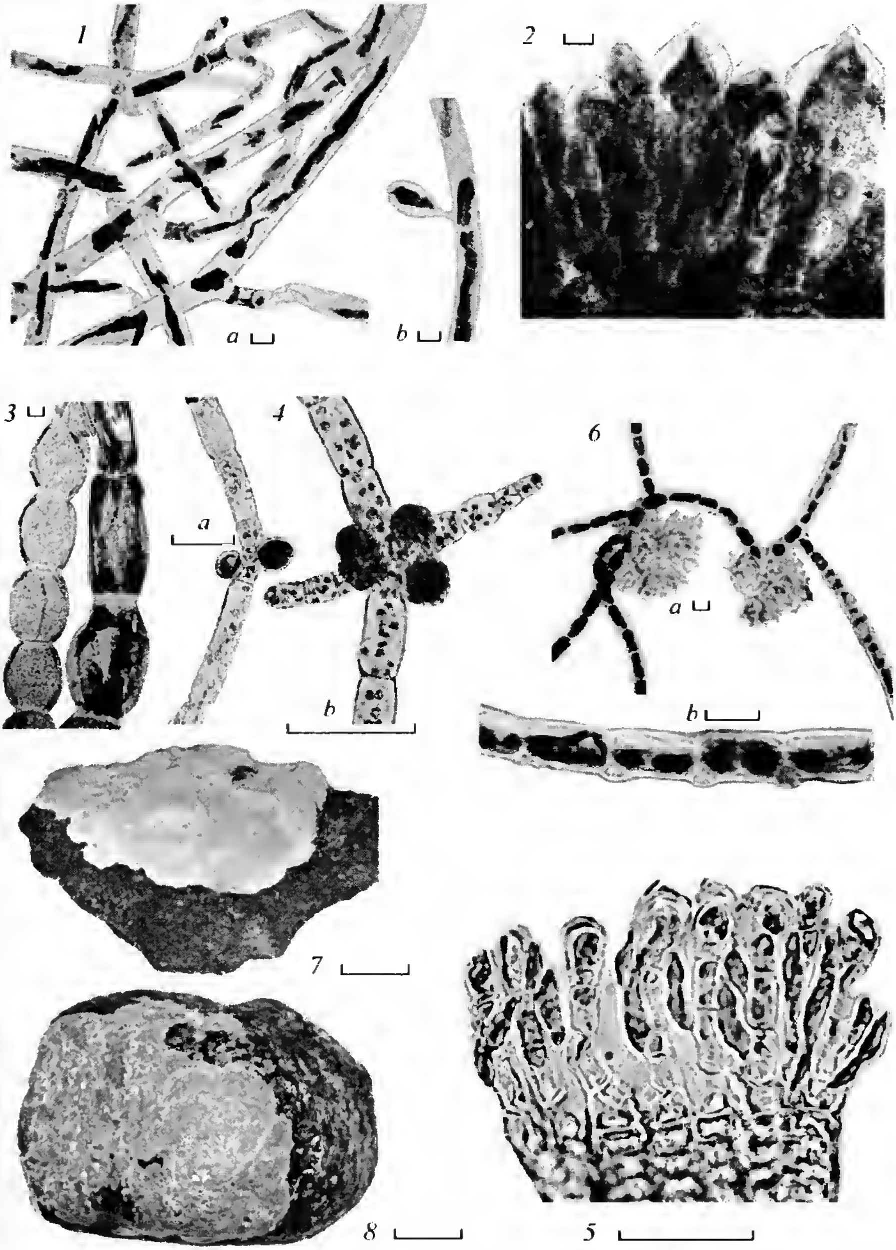
1 — внешний вид семян различных фракций (слева — семя крупной фракции, справа — семя мелкой фракции, а в середине — 2 семени средней фракции); *2–5* — продольные срезы семян крупной (*2*), средней (*3*) и мелкой (*4*, *5*) фракций. *з* — зародыш, *о д з м* — остатки дегенерирующего зародышевого мешка, *с к* — семенная кожура, *энд* — эндосперм. Масштабные линейки, мкм: *1* — 30; *2* — 300; *3* — 150; *4*, *5* — 50.

К ст. В. И. Ворошина и Т. Б. Размахниной, с. 1567



Поперечный срез ствола полыни рутолистной.

К ст. К. Л. Виноградовой и В. А. Штрик, с. 1594



1 — *Derbesia marina*: *а* — фрагмент слоевища; *б* — нить с молодым спорангием. *2* — *Codium fragile*: край слоевища. *3* — *Urospora wormskjoldii*: фрагменты нитей. *4а, б* — *Climacosorus mediterraneus*: нити с одногнездными спорангиями. *5* — *Ralfsia ovata*: часть слоевища с парафизами и одногнездными спорангиями. *6* — *Trailliella intricata*: *а* — основание слоевища; *б* — фрагмент нити с железистыми клетками. *7* — *Clathromorphum circumscriptum*: внешний вид. *8* — *Leptophytum laeve*: внешний вид. Масштабные линейки: *1*—*6* — 45 мкм; *7*, *8* — 1 см.

родышевого мешка до и после оплодотворения, что, возможно, является одной из причин формирования аберрантных семязачатков (Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966). По мнению ряда авторов (Hall et al., 1966), наблюдающееся длительное сохранение нуцеллуса после опыления и сопутствующие процессы преждевременной дегенерации интегумента ответственны за женскую стерильность у некоторых клонов *V. angustifolium*.

Интегумент. Семязачаток унитегмальный. Как свидетельствуют результаты нашего исследования, интегумент имеет эпидермальное происхождение (рис. 2, *3*). Сначала он 2-слойный, но постепенно число слоев увеличивается, вероятно, за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы. В сформированном семязачатке интегумент состоит из 6—7 слоев (рис. 3, *4*), при этом часть клеток внутренней эпидермы, как и у других представителей рода *Vaccinium* и сем. *Ericaceae* в целом, специализируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Интегументальный тапетум обычно однослойный, однако у *V. retusum* и *V. serratum* (Venkateswarlu, Maheshwari Devi, 1973) он 2-слойный. Отмечены случаи наличия 2-слойного эндотелия и у некоторых других видов (Stushnoff, Palser, 1969). По нашим данным, его дифференциация начинается в период мегаспорогенеза (рис. 2, *5*) и завершается к моменту формирования зародышевого мешка (рис. 3, *4*). Клетки, сначала изодиаметрические, постепенно вытягиваются в радиальном направлении и становятся таблитчатыми. На ранних стадиях формирования эндотелий простирается вдоль всего нуцеллуса и захватывает нижнюю часть микропиле. Однако по мере деструкции клеток нуцеллуса клетки эндотелия обнаруживаются только вокруг зародышевого мешка и перед оплодотворением верхняя граница эндотелия находится на уровне вторичного ядра центральной клетки, а нижняя — на уровне антипод (рис. 3, *4*). Максимального развития и оптимального функционирования интегументальный тапетум достигает в период оплодотворения, после чего его клетки вакуолизируются и постепенно разрушаются на ранних стадиях эмбриогенеза. В зрелом семени эндотелий отсутствует (рие. 4, *5*).

У *V. myrtillus*, как и у некоторых других видов рода *Vaccinium* (Stushnoff, Palser, 1969), отмечена интересная особенность развития семязачатка, связанная с изменением соотношения микропиле с другими структурами. Микропиле узкое, длинное, слегка изогнутое. В период мегаспорогенеза и на ранних стадиях развития зародышевого мешка оно составляет приблизительно $^1/_3$ длины семязачатка (рис. 2, *5*; 3, *1*). Во время роста зародышевого мешка, главным образом в длину, происходит разрушение окружающих клеток нуцеллуса и интегумента, вследствие чего к стадии зрелого зародышевого мешка относительная длина микропиле сокращается почти вдвое (рис. 3, *4*).

Семенная кожура представлена главным образом клетками наружной эпидермы интегумента (экзотестальные семена) (табл. II, *1*). Клетки интегументальной паренхимы, как правило, облитерируются во время развития зародыша и эндосперма. В световом микроскопе они обычно видны в виде темноокрашенных тяжей вокруг эндосперма (рис. 4, *5*). При ультраструктурном исследовании на поперечных срезах хорошо различимы оболочки отдельных клеток, а в ряде случаев и сохранившиеся полости субэпидермальных клеток (табл. II, *2*, *3*), как это было отмечено ранее и для *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* (Комалетдинова и др., 2002). У *V. macrocarpon* кроме экзотесты в состав семенной кожуры в микропилярной части семени входят 2—3 субэпидермальных слоя пористых кутинизированных клеток с сильно утолщенными стенками (Черняковская, 1992). Исследование, проведенное нами, показало, что клетки наружной эпидермы многоугольные, различаются по размерам и форме в разных частях семени. Так, в средней части семени они крупные и

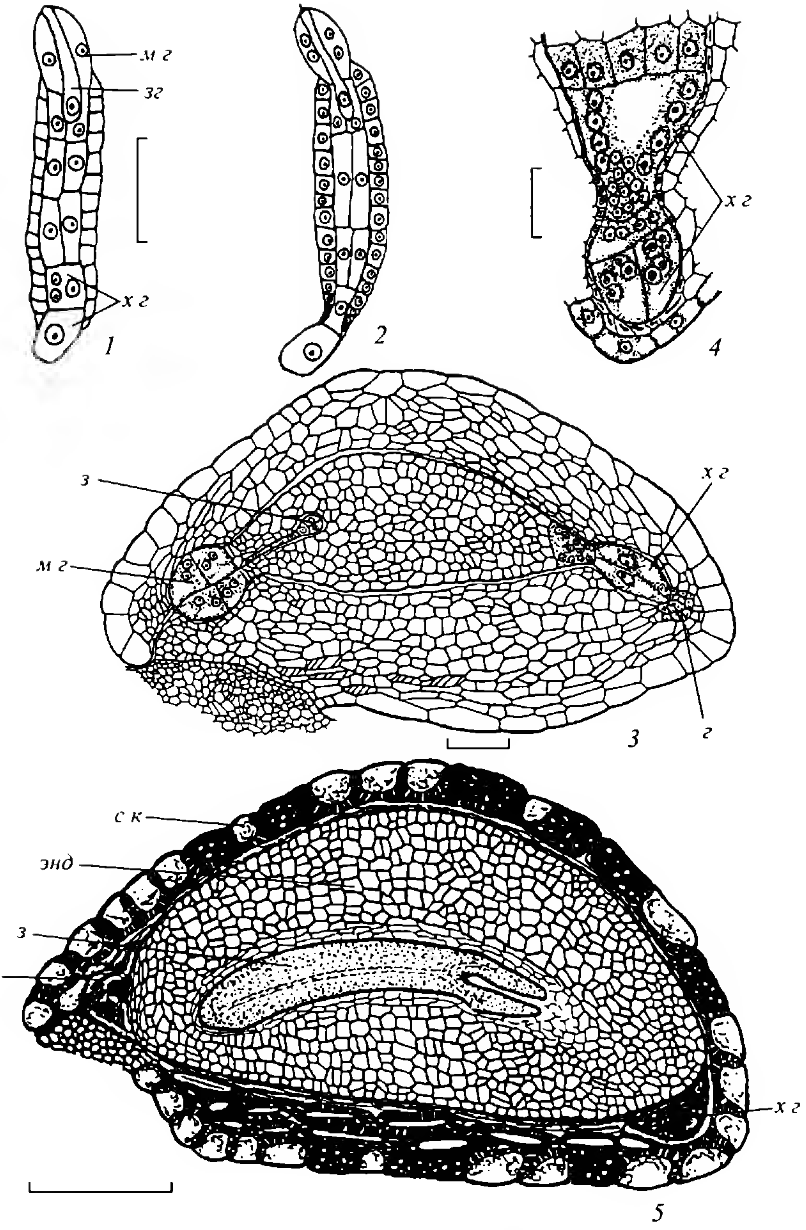


Рис. 4. Стадии развития эндосперма.

1, *2* — дифференциация гаусториев в эндосперме (стадия зиготы); *3* — сформированный эндосперм с гаусториями (стадия раннего глобулярного зародыша), начало деструкции клеток гипостазы; *4* — халазальная часть эндосперма (стадия позднего глобулярного зародыша); *5* — зрелое семя, еще видны эндоспермальные гаустории. *з* — зародыш, *зг* — зигота, *м г* — микропилярный гаусторий, *с к* — семенная кожура, *х г* — халазальный гаусторий, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 100; *3* — 50; *4* — 30; *5* — 300.

вытянуты вдоль семени, в микропилярной и халазальной частях клетки значительно мельче и часто изодиаметрические. Клеточные стенки экзотесты разной толщины (табл. II, *1*). Наружная периклинальная клетонная стенка относительно толстая, с внешней стороны покрыта двойной мембраной и лишена кутикулы (табл. II, *4*). В наружной клеточной стенке выделяются две зоны: наружная светлая и внутренняя темная (табл. II, *4*). На стенках экзотесты формируются вторичные утолщения. Толщина стенок с учетом вторичных утолщений составляет в среднем: наружных периклинальных — 5.8 мкм, внутренних периклинальных — 10.2 и антиклинальных — 11.7 мкм. Поскольку наружные периклинальные стенки тоньше других стенок, а их вторичные утолщения сложены из рыхлого материала, в сухих семенах они обычно прогибаются в полость клетки (рис. 4, *5*). По структуре утолщения можно разделить на 2 типа: плотные и рыхлые. Плотные вторичные утолщения однородные и образуются на антиклинальных и внутренних периклинальных клеточных стенках экзотесты (табл. II, *1*, *3*, *5*). В плотных утолщениях имеются поры. В этих же утолщениях обнаружены соединения кремния в виде отдельных частиц (гранул), которые расположены рядами параллельно первичной клеточной стенке (табл. II, *6*). Соединения кремния обнаруживаются только после обработки срезов плавиковой кислотой. Рыхлые утолщения развиваются только на наружных периклинальных клеточных стенках и могут покрывать тонким слоем плотные утолщения антиклинальных стенок. Эти утолщения слоистые и неоднородные по структуре (табл. II, *1*; III, *1*). Они состоят из фибриллярного вещества с включениями электронно-плотных гранул. Фибриллярное вещество вблизи клеточной стенки образует перекрестно-ламеллярную структуру, организованную в несколько рядов. Со стороны полости клетки фибриллярное вещество образует сетчатую структуру, в которую включены электронно-плотные гранулы (табл. III, *1*). Часто эту часть утолщений клеточных стенок принимают за слизь (Никитин, Панкова, 1982; Черняковская, 1992). Истинная полисахаридная слизь обнаруживается в полости клетки (табл. II, *3*; III, *1*). Ее можно охарактеризовать как сетчатую, мелкогранулярную и тонкофибриллярную.

Халаза. На ранних стадиях развития она составляет небольшую часть семязачатка, т. е. ее следовало бы охарактеризовать как мезохалазу. Однако в ходе формирования семязачатка и особенно после оплодотворения соотношение с другими структурами изменяется так сильно, что фактически халаза у *V. myrtillus*, представленная группой тонкостенных клеток (рис. 3, *4*), преобразуется в лептохалазу. Ее клетки постепенно дегенерируют и в зрелом семени отсутствуют (рис. 4, *5*).

Гипостаза является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументом и халазой. Впервые для рода *Vaccinium* прослежен ее генезис. Ее инициация происходит с началом дифференциации примордия семязачатка. Первыми на уровне формирующегося интегумента дифференцируются центральные инициальные клетки гипостазы. Затем в период мегаспорогенеза формируется единый инициальный слой и гипостаза принимает форму диска (рис. 2, *3*—*5*). Во время формирования зародышевого мешка ее клетки делятся, она становится 2—3-слойной, принимая форму чаши, верхние края которой направлены в сторону эндотелия (рис. 3, *1*—*4*). Таблитчатые клетки гипостазы ориентированы перпендикулярно продольной оси семязачатка. Для них характерны плотная цитоплазма и тонкостенные клеточные оболочки. В литературе наличие гипостазы было отмечено лишь для гибрида *Coville*, полученного на основе *V. australe* и *V. corymbosum* (Stushnoff, Palser, 1969), причем уже после разрушения нуцеллуса, и видов *Rhododendron* (Palser et al., 1971, 1985). Такой тип строения гипостазы, когда ее клетки характеризуются более плотной цитоплазмой и интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками, было предложено называть как «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971). У *V. myrtillus*, как и у других изученных видов, гипостаза начинает разрушаться в период интенсивного роста эндосперма, особенно после контакта ее клеток с халазальным эндоспермальным гаусторием (рис. 4, *3*). В зрелом семени гипостаза не сохраняется.

Морфологический тип семязачатка. Семязачаток сессильный, т. е. собственно фуникулус практически не выражен и прикрепление семязачатка к плаценте происходит за счет массивного рафе (рис. 3, *4*). Обычно считается, что сформированный семязачаток у представителей рода *Vaccinium* является анатропным (Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966; Murthy Reddy, Narayana, 1966; Stushnoff, Palser, 1969; Venkateswarlu, Maheshwari Devi, 1973). Наше исследование показало, что у *V. myrtillus* семязачаток является ана-кампилотропным. Возникновение такого типа семязачатка обусловлено смещением халазы, гипостазы и проводящего пучка (представлен тяжами прокамбиальных клеток) в процессе развития из орто- в анаположение при полном отсутствии фуникулуса. Морфологическая ось семязачатка (микропиле, нуцеллус, халаза), так же как и форма зародышевого мешка, эндосперма и зародыша — изогнутые и угол этой оси относительно плаценты сопоставим с углом морфологической оси в гемитропных семязачатках — приблизительно 90°. В истинных анатропных семязачатках морфологическая ось остается прямой, угол ее оси по отношению к плаценте составляет 180°, при этом микропиле находится вблизи плаценты.

Археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок. Как и у большинства видов сем. *Ericaceae* (Якобсон, Терёхин, 1983), археспорий у *V. myrtillus* одноклеточный. В субэпидермальном слое нуцеллуса дифференцируется одна археспориальная клетка (рис. 2, *3*), которая непосредственно без отделения париетальной клетки преобразуется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор. В оболочках клеток диады обнаруживается каллоза (рис. 2, *4*). Самой крупной мегаспорой тетрады является халазальная (рис. 2, *5*), которая дает начало развитию зародышевого мешка по Polygonum-типу (рис. 3, *1*—*4*). Зрелый зародышевый мешок состоит из 3 клеток яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антипод и центральной клетки. 2 полярных ядра центральной клетки сливаются до оплодотворения. Яйцеклетка и синергиды морфологически слабо различаются. Они имеют грушевидную форму и их ядра располагаются в апикальной части, а вакуоли — в средней части. Нитчатый аппарат в синергидах не выявляется. Антиподы, располагающиеся линейно либо Т-образно, небольших размеров, содержат плотную цитоплазму и 1 ядро и дегенерируют к моменту оплодотворения (рис. 3, *4*).

Эндосперм развивается по целлюлярному типу в соответствии с Annona- (= Ericaceae-) вариацией (см.: Шамров, 1997), т. е. после двух поперечных делений возникает ряд из 4 клеток. Затем нижяя клетка делится поперечно, образуя халазальный гаусторий, а оставшиеся клетки — в продольном направлении, в результате чего возникают 3 этажа, каждый из которых представлен 2 клетками. Клетки самого верхнего этажа после поперечного деления отделяют микропилярный гаусторий (рис. 4, *1*, *2*). Халазальный гаусторий становится чаще всего 3-клеточным, при этом его самая крупная клетка, примыкающая непосредственно к собственно эндосперму (иногда она делится), является густоплазменной и содержит большое количество (до 20) ядер различной плоидности. В 2 других клетках халазального гаустория выявляется от 2 до 4 ядер. Наружные стенки этих клеток сильно утолщены и содержат вещества полисахаридной природы (рис. 4, *4*). Микропилярный гаусторий состоит сначала из 2 клеток, затем в результате делений возникают 4 клетки, каждая из которых оказывается 2-ядерной (рис. 4, *3*). Оба гаустория функционируют длительное время и, постепенно разрушаясь, отчетливо видны, вплоть до полного созревания (рис. 4, *5*). В зрелом семени эндосперм многослойный. Его 2—3 слоя, окружающие зародыш, лизируют в процессе развития и образуют слизистый слой (табл. III, *2*, *5*). Этот слой особенно плотно прилегает к зародышу в районе семядолей. Наружные периклинальные клеточные стенки эндосперма покрыты кутикулой (табл. II, *2*; III, *3*), толщина которой в среднем составляет 0.93 мкм (Яковлева, 2002). Между клетками эндосперма обнаруживаются плазмодесмы (табл. III, *4*).

Эмбриогенез соответствует Solanad-типу. Перед делением зигота сильно увеличивается в длину, при этом ядро оказывается в ее терминальной части (рис. 5, *1*). Она начинает делиться поперечной перегородкой, когда эндосперм имеет 10—12 клеток на продольном срезе. В результате деления образуются 2 неравные клетки: крупная базальная (*cb*) и небольшая апикальная (*ca*) клетки (рис. 5, *2*). Производные обеих клеток в дальнейшем делятся также поперечно, в результате чего возникает 4-клеточный линейный проэмбрио: 2 верхние клетки — дериваты *ca* и 2 нижние клетки *m* и *ci* — дериваты *cb* (рис. 5, *3*). В дальнейшем поперечно может делиться как клетка *m*, так и клетка *ci*. Затем производные апикальной клетки делятся вертикальными делениями, приводящими к отделению сначала квадрантов, а затем октантов — ярусы *l* и *l′* (рис. 5, *4*—*7*). Формируется глобулярный зародыш, в котором дифференцируются эмбриодерма, инициали периблемы, плеромы и гипофизиса (рис. 5, *8*, *9*). Суспензор нитевидный, представлен 3—4 клетками. В процессе развития зародыш проходит сердечковидную и торпедовидную стадии. Зрелый зародыш прямой или слегка изогнутый, крупный и хорошо дифференцирован на органы: короткие семядоли, длинный гипокотиль, апексы стебля и корня (рис. 5, *10*).

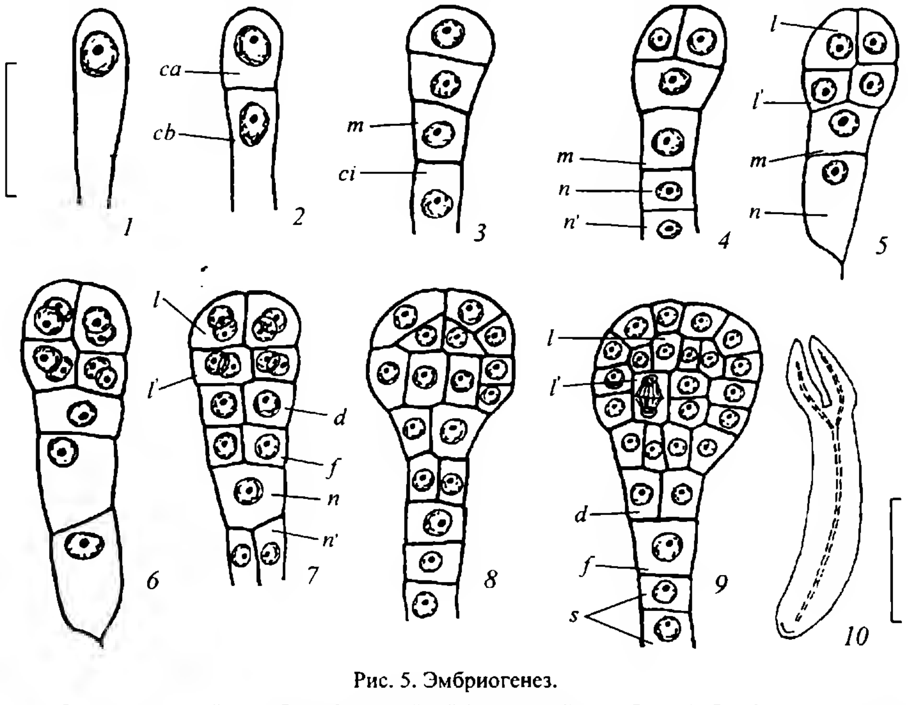


Рис. 5. Эмбриогенез.

1 — зигота: *2* — двуклеточный проэмбрио; *3* — линейный 4-клеточный проэмбрио; *4*—*7* — формирование квадрантов и октантов в зародыше; *8*, *9* — гистогенная дифференциация в зародыше; *10* — зрелый зародыш. *ca* — апикальная клетка; *cb* — базальная клетка; *ci* — нижняя клетка; *m* — средняя клетка; *d*, *f* — производные средней клетки; *n*, *n′* — производные нижней клетки; *l*, *l′* — производные апикальной клетки; *s* — подвесок. Масштабные линейки, мкм: *1*—*9* — 30; *10* — 300.

Наружная клеточная стенка эпидермальных клеток зародыша покрыта тончайшей кутикулой, различимой только с помощью ТЭМ (табл. III, *5*). В отдельных местах в кутикуле наблюдаются разрывы. Между внутренними клетками зародыша обнаруживаются небольшие межклетники (табл. III, *6*).

Число сформировавшихся семян в одном плоде сильно варьирует. Так, в сосновых фитоценозах Северо-Запада России оно изменяется от 17 до 112 шт. (Мазная, Лянгузова, 1995, 1997; Анисимова, 1997; Лянгузова и др., 1999), в Западной Сибири — от 8 до 50 (Тимошок, Паршина, 1990) и на Украинском Полесье — от 18 до 72 шт. (Кондратюк, Шабарова, 1968). По данным Г. М. Анисимовой, в 2004 г. число семян в одном плоде, собранных в Кировском р-не Ленинградской обл., варьировало от 49 до 111 шт.

Гетероспермия. Морфогенез семязачатков и семян в одном плоде характеризуется асинхронностью (табл. I, *2*). В процессе их развития выявлены различные аномалии. В ряде случаев еще до оплодотворения наблюдается деструкция семязачатка в целом (табл. I, *3*, *4*) либо его отдельных структур на разных стадиях формирования. Обнаружены полная дегенерация зародышевых мешков на ядерных стадиях развития, разрушение элементов зрелых зародышевых мешков — клеток яйцевого аппарата, антипод (рис. 6, *1*—*3*). Отмечены нарушения в клеткообразовании при формировании эндосперма (рис. 6, *4*). Кроме того, выявлены длительное сохранение обеих синергид, отсутствие деления зиготы (рис. 7, *1*) и образование синергидных зародышей (рис. 7, *2*), когда эндосперм был уже почти сформирован.

Все рассмотренные явления (асинхронность в развитии, наличие аномалий) приводят к гетерогенности семян (Анисимова, 1997, 2000). В плодах *V. myrtillus*, собранных в период диссеминации, семена различаются по форме, размерам, цвету, наличию или отсутствию зародыша, а также степени формировании зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Условно семена можно разделить на 3 фракции: крупные, средние и мелкие. Соотношение семян различных фракций в плодах варьирует в зависимости от места произрастания и года сбора материала.

Семена крупной фракции (1.2—1.8 × 0.5—0.9 мм) темно-коричневые, иногда с вишневым оттенком, удлиненные по оси микропиле—халаза, заостренно-овальные (иногда с крючковидно-изогнутым или усеченным халазальным концом) или линзовидные. Как правило, они содержат обильный эндосперм и хорошо дифференцированный зародыш, который занимает около $^3/_4$ длины семени. В клетках зародыша и эндосперма накапливаются в большом количестве белки. Ультраструктурное исследование показало, что они представлены алейроновыми зернами с кристаллическими глобоидами (табл. III, *2*, *6*, *7*). Кроме того, в эндосперме выявлены диффузные масла, а в зародыше — пластиды с крахмальными зернами. Пластиды с крахмалом локализуются в эпидермальных клетках, главным образом вокруг ядер. Питательные вещества не выявляются лишь в зоне лизиса клеток эндосперма: в 2—3 слоях клеток вокруг гипокотиля и зародышевого корня и 6—7 слоях — над семядолями. Семенная кожура нормально развита (рис. 8, *1*; табл. IV, *1*—*6*; V, *1*, *2*).

Семена средней фракции (0.6—1.1 × 0.3—0.5 мм) коричневые, овальные, овально-заостренные, линзовидные, уплощенные, слегка изогнутые, иногда со складками; чаще всего лишены зародыша, эндосперм скудный либо отсутствует. Семенная кожура развита нормально (рис. 8, *2*; табл. IV, *7*, *8*; V, *1*, *3*). В крупной и средней фракциях обнаружены также семена с недоразвитым (на глобулярной стадии) либо дегенерирующим зародышем. Объем эндосперма в таких семенах либо соответствует объему эндосперма семени с дифференцированным зародышем (однако в нем уменьшается доля густоплазменных клеток и увеличивается доля

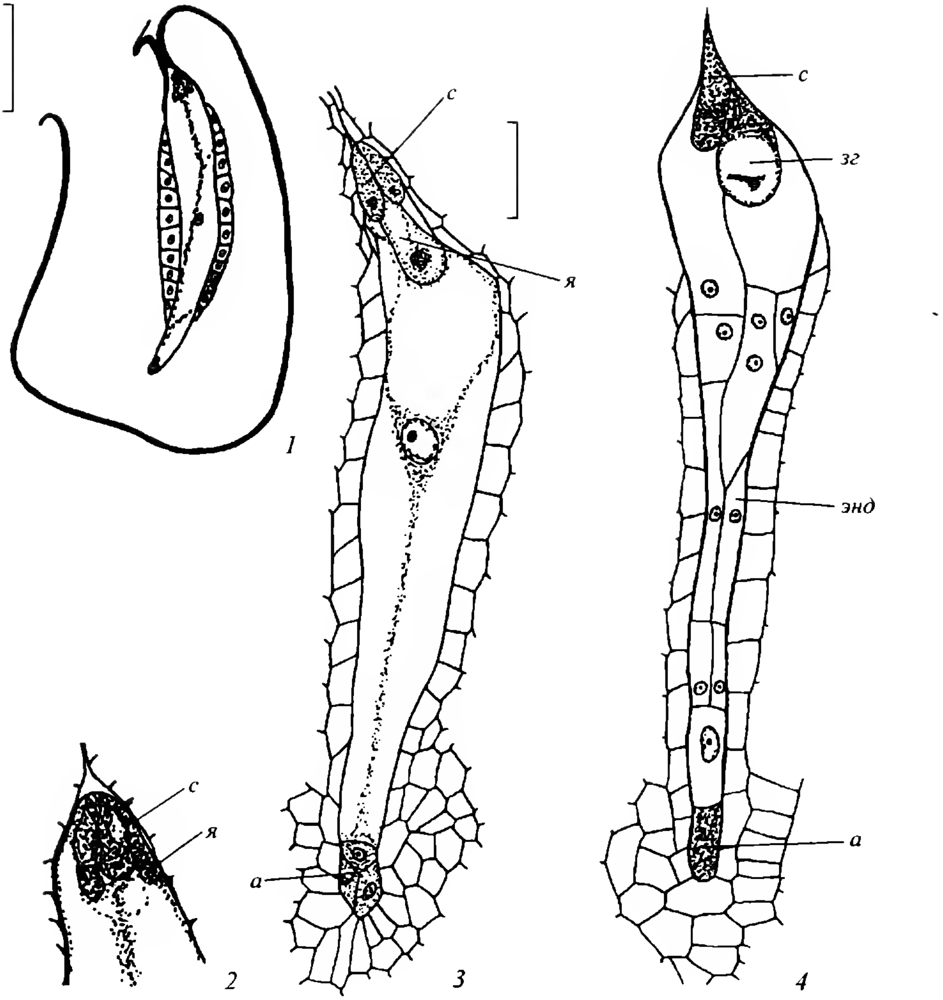


Рис. 6. Аномалии в развитии зародышевого мешка и эндосперма.

1—3 — дегенерация клеток в зрелом зародышевом мешке: *1*, *2* — дегенерируют клетки яйцевого и антиподального аппаратов; *3* — только клетки яйцевого аппарата; *4* — нарушения в характере заложения перегородок между клетками эндосперма. *а* — антипода, *с* — синергида, *я* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4. Масштабные линейки, мкм: *1* — 300; *2—4* — 30.

вакуолизированных), либо он значительно меньше (эндосперм скудный, в состоянии дегенерации) (рис. 8, *3*, *4*).

Семена мелкой фракции (0.2—0.6 × 0.1—0.2 мм) светло-коричневые либо бледно-желтые, продолговатые, уплощенные, часто сохраняют форму семязачатка, в них нет ни зародыша, ни эндосперма. Они представлены экзотестой и остатками средних слоев интегумента и халазы (рис. 8, *5* , *6*; табл. IV, *9*, *10*; V, *1*, *4*, *5*).

По неопубликованным данным Г. М. Анисимовой, полученным в 2004 г., для Ленинградской обл. (Кировский р-н) соотношение крупных, средних и мелких семян в плоде составило 38.3 : 56.6 : 5.1 (1997) и 33.6 : 45.7 : 20.7. Ранее для Северо-Западного региона России было указано, что оно равняется соответственно 74.0 : 24.1 : 1.9 (Мурманская обл.); 30.4 : 44.7 : 24.9 (Ленинградская обл.) (Лянгузова и др., 1999). В отличие от наших данных, когда фракции были разделены по

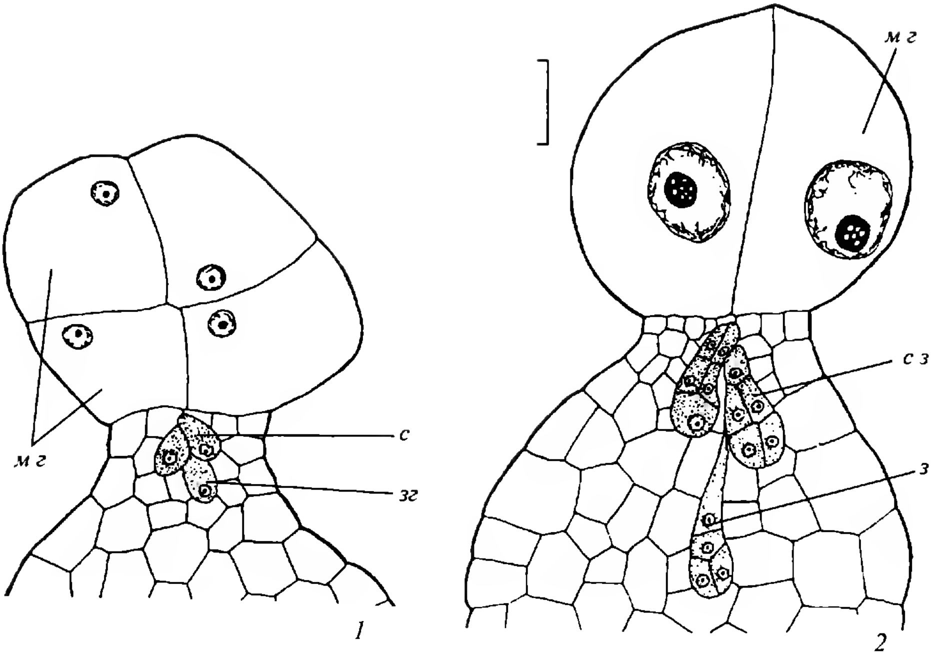


Рис. 7. Образование синергидных зародышей.

1 — сохранившиеся густоплазменные синергиды и зигота на стадии сформированного эндосперма, *2* — образование в одном семени наряду с зиготическим двух синергидных зародышей. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4 и 6. Масштабная линейка — 30 мкм.

комплексу признаков, указанные авторы для этих целей использовали только один признак — размер семян. Следует отметить, что 3 типа семян в зрелом плоде выделяли и для *V. angustifolium* (Bell, 1957), однако их характеристика менее подробная и совпадает лишь по отдельным параметрам с характеристикой выделенных нами фракций. Эти типы различаются главным образом по доли участия и строению клеток интегумента в зрелом семени: совершенные крупные семена (семенная кожура 1-слойная, ее клетки с лигнифицированными оболочками; зародыш дифференцирован на органы; в эндосперме накапливаются запасные вещества), лигнифицированные семена средних размеров (сохраняются все слои интегумента, оболочки клеток которых лигнифицированы; зародыша нет), сжатые мелкие семена (клетки интегумента находятся в стадии разрушения).

Наше исследование показало, что у *V. myrtillus* выполненные семена крупной фракции сформировались после нормального прохождения двойного оплодотворения. Семена средней фракции характеризуются разного рода нарушениями в процессе опыления и оплодотворения. В семенах мелкой фракции процессы дегенерации эмбриональных структур произошли еще до оплодотворения. Таким образом, только семена крупной фракции, имеющие нормально развитые зародыш и эндосперм, способны дать проростки. Семена же средней и мелкой фракций по сути являются аберрантными семенами, находящимися на разных стадиях дегенерации.

Известно, что род *Vaccinium* характеризуется полиплоидизацией и гибридностью (Stushnoff, Palser, 1969). По мнению ряда авторов (Bell, 1957; Munoz, Lyrene, 1985), гибридизация дает только небольшой процент нормально развивающихся семязачатков. У всех видов *Vaccinium*, изученных до сих пор, всегда

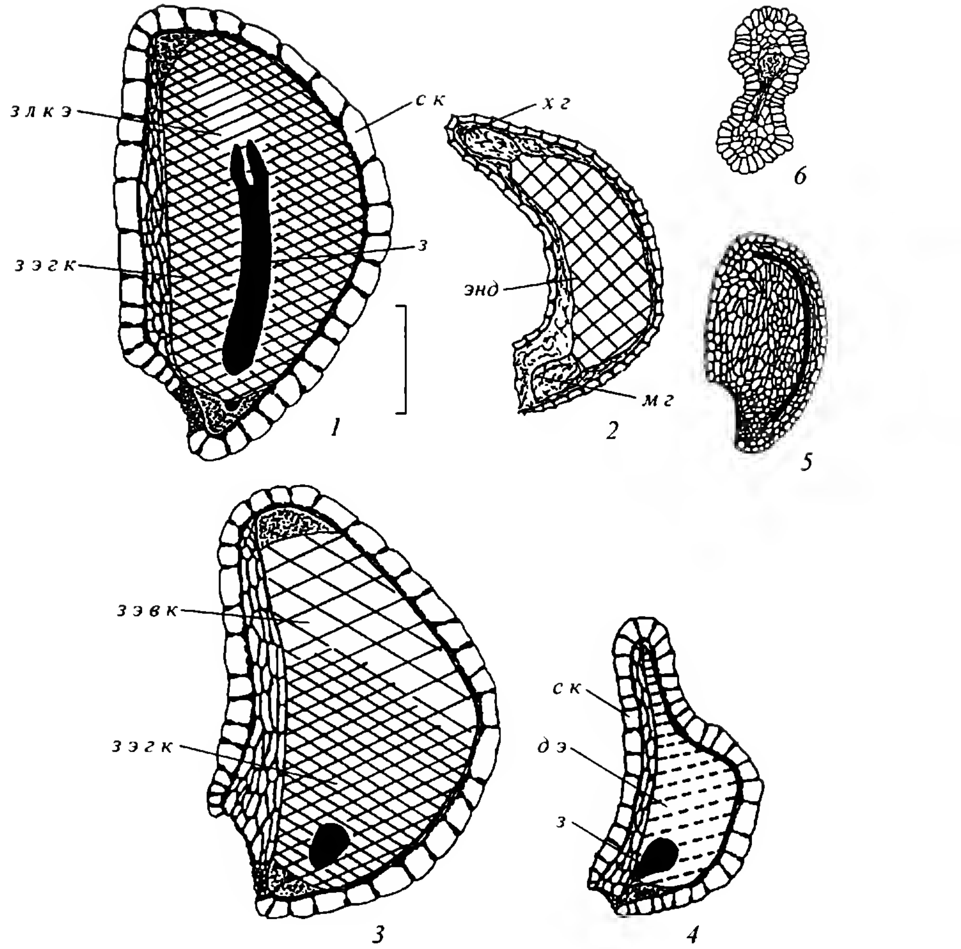


Рис. 8. Гетероспермия у *Vaccinium myrtillus*.

1—6 — строение семян на продольном срезе: с зародышем, эндоспермом и нормально развитой семенной кожурой (*1* — семя крупной фракции), без зародыша и нормально развитой семенной кожурой (*2* — семя средней фракции), с недоразвитым зародышем и нормально сформированными эндоспермом и семенной кожурой (*3* — семя крупной фракции), с недоразвитым зародышем и дегенерирующим зародышем (*4* — семя средней фракции), семя без зародыша и эндосперма, образовано только семенной кожурой (*5*, *6* — семена мелкой фракции). *д э* — дегенерирующий эндосперм, *з л к э* — зона лизиса клеток эндосперма, *з э в к* — зона эндосперма с вакуолизированными клетками, *з э г к* — зона эндосперма с густоплазменными клетками. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4 и 6. Масштабные линейки, мкм: *1—5* — 300; *6* — 30.

выявляются семязачатки, в зародышевых мешках которых после опыления обнаруживаются признаки деструкции, прежде всего синергид и антипод (Stushnoff, Palser, 1969, и др.). У *V. corymbosum* дегенерация зародышевых мешков возрастает по мере цветения и через 3—4 дня после его начала этот процесс охватывает около 40 % семязачатков. У *V. angustifolium* большинство сформировавшихся семян (77.7 %) были нежизнеспособными. Однако дополнительное опыление увеличивало процент нормально развивающихся семян (Eaton, Jamont, 1966). У *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. oxycoccos* естественные уровни перекрестного опыления очень высоки, а количество и качество пыльцы не являются лимитирующими факторами, вызывающими снижение реальной семенной продуктивности. У *V. myrtillus* было обнаружено значительное снижение семенной и плодовой продуктивности в случае самоопыления. Число плодов также в результате автогамии сокращалось и у *V. uliginosum*, и *V. vitis-idaea* (Vander Kloet, Lyrene, 1987).

Наше исследование показало, что как в контроле (пос. Отрадное Приозерского р-на), так и в условиях общего загрязнения двуокисью серы и азотными производными (сильное загрязнение — пос. Ильичево Приморского р-на), число выполненных жизнеспособных семян в плодах *V. myrtillus* не изменяется (Anisimova, Shamrov, 2000b; Shamrov, Anisimova, 2003). Основным, что отличает развитие семян в условиях загрязнения, является смещение времени дегенерации структур на более ранние этапы формирования семязачатков — со стадии сформированного зародышевого мешка к стадии тетрад мегаспор. В результате чего возникают мелкие и уплощенные семена, в которых сохраняются лишь клетки интегумента, халазы и рафе, а зародыш и эндосперм отсутствуют. Перед оплодотворением можно также наблюдать дегенерацию зародышевых мешков в семязачатках, образующих в дальнейшем часть семян средней фракции. В них выявляются 2-слойный эндотелий (в норме он 1-слойный), гипостаза, экзотеста и некоторые средние слои интегумента с лигнифицированными клеточными стенками (в норме клетки гипостазы тонкостенные и, как и эндотелий, в зрелом семени не сохраняются), раннее накопление слизи в клетках экзотесты и микропилярном районе семени (в норме это происходит после оплодотворения). По-видимому, следует принимать во внимание и функциональные отклонения, которые выявляются морфологически лишь после опыления. В таких семязачатках не происходит нормального оплодотворения, что приводит к формированию части семян, входящих в состав средней фракции, главной особенностью строения которых является отсутствие зародыша, а ряде случаев и эндосперма.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49807), гранта президента Российской Федерации по поддержке ведущих научных школ РФ (проект № НШ-2148.2003.4), программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»: «Разработка теоретических и методических основ сохранения и искусственного воспроизводства видов растений, имеющих ресурсное значение».

Авторы благодарны Т. К. Перфильевой, В. П. Кирилловой, Е. А. Мазной за сбор и фиксацию материала и А. А. Бабро за техническую помощь при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Гетерогенность семян у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Тр. Междунар. конф. анат. и морф. раст. СПб., 1997. С. 8—9.

Анисимова Г. М. Эмбриология черники (*Vaccinium myrtillus* L., *Ericaceae*) в условиях промышленного загрязнения // Тез. II(X) съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков». СПб., 1998. Т. 1. С. 98.

Анисимова Г. М. Гетероспермия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 279—286.

Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Иванов В. Б., Литинская Т. К. Одновременная окраска белков и углеводов процноновыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9. № 9. С. 1112—1116.

Комалетдинова Э. М., Яковлева О. В., Лянгузова И. В. Влияние промышленного загрязнения на ультраструктуру семян видов р. *Vaccinium* // Тр. Междунар. конф. анат. и морфол. раст. СПб., 2002. С. 286—287.

Кондратюк Е. Н., Шабарова С. И. К характеристике плодов и семян некоторых верескоцветных // Бюл. ГБС АН. 1968. Вып. 70. С. 93—95.

Лянгузова И. В., Мазная Е. А. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского полуострова // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 4. С. 14—21.

Лянгузова И. В., Мазная Е. А., Комалетдинова Э. М. Оценка качества семян некоторых ягодных кустарничков северо- и южнотаежных сосновых лесов // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. II Междунар. конф. СПб., 1999. С. 358—360.

Мазная Е. А., Анисимова Г. М. Семенное и вегетативное размножение у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 500—507.

Мазная Е. А., Лянгузова И. В. Репродуктивная способность *Vaccinium myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения (Кольский полуостров) // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31. Вып. 2. С. 16—26.

Мазная Е. А., Лянгузова И. В. О репродуктивной способности ягодных кустарничков сосновых лесов северной Карелии в условиях атмосферного загрязнения // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 2. С. 45—50.

Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., 1982. 767 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тимошок Е. Е., Паршина Н. В. Семенная продуктивность *Vaccinium myrtillus* L. (Кузнецкий Алатау) // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 3. С. 314—327.

Черняковская Е. Ф. Семейство *Ericaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 25—35.

Шамров И. И. Новый подход к типизации и эволюции эндосперма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997. Т. 2. С. 273—279.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Якобсон Л. Я., Терёхин Э. С. Семейство *Ericaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 2. Л., 1983. С. 202—209.

Яковлева О. В. О внутренней кутикуле семян покрытосеменных растений // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 1—15.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2000a. Vol. 42. N 1. P. 47—54.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) under industrial pollution // Abstr. III conf. «Trace metals effects on organisms and environment», Sopot. Poland, 6—8 June, 2000b. P. 260.

Bell H. P. The development of the blueberry seed // Can. J. Bot. 1957. Vol. 35. P. 139—153.

Bell H. P., Burchill J. Flower development in the lowbush blueberry // Can. J. Bot. 1955. Vol. 33. P. 252—258.

Belonogova T. V. Yield forecasting and optimization of berry harvesting in the forests of Southern Karelia, USSR // Acta Bot. Fenn. 1988. Vol. 136. P. 19—21.

Eaton G. W., Jamont A. M. Megagametogenesis in *Vaccinium corymbosum* L. // Can. J. Bot. 1966. Vol. 44. P. 712—714.

Gilbert F. A. A cytological study of reproduction in the highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* — vars. Ersey and Rancocas) / Ph. D. Thesis. New Brunswick, 1952.

Hall I. V., Aalders L. E., Wood G. W. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. // Can. J. Genet. Cytol. 1966. Vol. 7. P. 296—299.

Kardell L., Eriksson L. Skogsskötselmetodernas inverkan på blåbär och lingon // Sveriges Lantbruksuniversitet. 1983. Vol. 47. P. 1—113.

Merrill T. A. Pollination of the highbush blueberry // Tech. Bull. Mich. Agr. Exp. Sta. 1936. P. 151.

Munoz C. E., Lyrene P. M. Reproductive incompatibility barriers in crosses between *Vaccinium corymbosum* and *V. elliottii* // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 11. P. 1987—1996.

Murthy Reddy K. B. S., Narayana R. Male and female gametophytes, and endosperm in *Vaccinium leschenaultii* W. // Curr. Sci. 1966. Vol. 35. P. 130—131.

Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Embryology of *Rhododendron*. Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R. yunnense* // J. Indian Bot. Sci. 1971. Vol. 50A. P. 172—188.

Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. The ovary, ovule and megagametophyte in *Rhododendron* // Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh. 1985. Vol. 43. P. 133—160.

Peltrisot C.-N. Développement et structure de la graine chez les Éricacées // J. Bot. 1904. T. 18. P. 309—367, 386—402.

Raatikainen M. Vaccinium myrtillus yields and environmental factors // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 31. P. 21—26.

Samuelsson G. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen // Svensk Bot. Tidskr. 1913. Bd 7. S. 7—188.

Shamrov I. I., Anisimova G. M. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) under industrial pollution // Матер. IV Міжнар. наук. конф. «Промислова ботаніка: стан та и перспективи розвитку». Донецк, Украина, 2003. С. 169—171.

Stevens N. E. The development of the endosperm in *Vaccinium corymbosum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1919. Vol. 46. P. 465—468.

Stoermer E. F., Pankratz H. S., Bowen C. C. Fine structure of the diatom *Amphipleurea pellicida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 1067—1078.

Stushnoff C., Hough L. F. Sporogenesis and gametophyte development in 'Bluecrop' and 'Coville' highbush blueberries // Proc. Am. Soc. Horticult. Sci. 1968. Vol. 93. P. 242—247.

Stushnoff C., Palser B. F. Embryology of five *Vaccinium* taxa including diploid, tetraploid, and hexaploid species or cultivars // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. P. 312—331.

Vander Kloet S. P., Lyrene P. M. Self-incompatibility in diploid, tetraploid, and hexaploid *Vaccinium corymbosum* // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 660—665.

Veillet-Bartoszewska M. Embryogénie végétale — Éricacées. Développement de l'embryon chez le *Vaccinium myrtillus* L. // Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 1958. T. 246. P. 824—826.

Venkateswarlu J., Maheshwari Devi H. An embryological approach to the taxonomic status of *Vacciniaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. 1973. Vol. 78. P. 282—291.

SUMMARY

The morphogenesis of ovule and seed in *Vaccinium myrtillus* was studied. The gynaeceum is paracarpous-syncarpous. The ovules are developed at placentae of different origin: placentation is parietal at the top, sutural-angular in the middle part and central-angular at the bottom. Periclinal divisions of both subepidermal and lower-lying cells of the placenta precede the formation of the ovular primordia. The ovules are ana-campylotropous, medionucellate, unitegmic, leptochalazal and sessile. The chalazal zone of the nucellus is transformed into postamento-podium. The integument is of dermal origin, with typical endothelium. The ovule has a hypostase, which is initiated with beginning of ovular primordium differentiation. It is cup-shaped in the mature ovule and consists of 2—3 layers. Their cell walls are not lignified. The nucellus, endothelium and hypostase do not persist in the mature seed. Seed coat is formed by the cells of outer epidermis of integument (exotestal seeds) and remnants of integumental parenchyma cells. One-celled archesporium, linear megaspore tetrad and subsequently the embryo sac of Polygonum-type develop in the ovule. The endosperm is cellular, with micropylar and chalazal haustoria. Embryogenesis conforms to Solanad-type. Mature embryo is large, straight, or slightly curved and well-differentiated into organs: short cotyledons, long hypocotyl and shoot and root apices. Abnormalities in the ovule and seed development are found. *V. myrtillus* possesses heterospermy phenomenon — the seeds inside of the fruit are different in shape, size, color, and degree of development of the embryo, endosperm and seed coat as well.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.394

© Е. М. Арнаутова

О МОРФОЛОГИИ ГАМЕТОФИТОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА *PTERIDALES*

E. M. ARNAUTOVA. MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF GAMETOPHYTES OF THE ORDER *PTERIDALES*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.12.2004
Окончательный вариант получен 21.04.2005

Изучено развитие и строение гаметофитов представителей крупного порядка *Pteridales*. У большинства представителей порядка прорастание спор идет по типу Vittaria, исключение составляет род *Pleurosoriopsis*, который некоторые птеридологи необоснованно включают в данный порядок. На основании анализа полученных данных о развитии и строении гаметофита *Vittaria* сделан вывод о неправомерности включения сем. *Vittariaceae* в порядок *Pteridales*.

Ключевые слова: папоротники, гаметофит, морфология, систематика.

Вряд ли имеется еще какая-либо группа растений, где столь часто происходят таксономические ревизии на разных уровнях, как папоротники. Число семейств папоротников, которые признаются птеридологами, колеблется от 12 до 50 и более. Вышесказанное справедливо в отношении порядка *Pteridales*, одного из самых крупных в системе *Polypodiophyta*. В него включают (Copeland, 1947; Holttum, 1949; Nayar, 1970; Crabbe, Jermy, Mickel, 1975; Pichi-Sermolli, 1977; A. E. Tryon, B. M. Tryon, 1982; Тахтаджян, 1986; Tryon et al., 1990; Шмаков, 2001) от 1 до 14 семейств, от 34 до 65 родов и более 850 видов. Понятно, что у птеридологов нет единства в понимании как объема данного порядка, так и ранга различных таксонов. Большой полиморфизм вегетативной сферы *Pteridales* затрудняет подразделение на четкие категории. Считается, что основной признак, объединяющий эту большую группу, — сорусы, лишенные настоящего покрывальца и расположенные на нижней поверхности листа по всей длине жилок, либо сосредоточенные на концах жилок ближе к краю и объединенные в одну непрерывную линию. В настоящей работе был проведен анализ генеративной фазы (гаметофита), что дало возможность получить дополнительные таксономические признаки. Изучалось прорастание спор, формирование проталлия, форма зрелого таллома, генеративные органы (антеридии, архегонии). Обобщены сведения о гаметофитах почти 200 видов порядка *Pteridales*.

Материал и методика

Споры изученных 50 видов из 19 родов и 4 семейств (см. таблицу) собраны в оранжерейной коллекции Ботанического сада БИН РАН. Все виды, за исключением изученных ранее *Pleurosoriopsis makinoi* и *Hymenophyllus* sp. (Арнаутова, 1988, Список изученных видов представителей порядка *Pteridales*

Виды	Семейство		
	Pichi-Sermolli, 1977	Тахтаджян, 1986	Tryon, Tryon, Kramer, 1990
Acrostichum aureum L.	*Pteridaceae*	*Pteridaceae*	*Pteridaceae*
Adiantopsis paupercula (Kunze) Fée	*Sinopteridaceae*	»	»
Adiantum cuneatum Langsd. et Fisch.	*Adiantaceae*	*Adiantaceae*	»
A. macrophyllum Sw.			
A. pedatum L.			
A. tenerum Sw.			
A. trapeziforme L.			
Actiniopteris radiata (Koen.) Link	*Actiniopteridaceae*	*Pteridaceae*	»
Aleuritopteris argentea (S. G. Gmel.) Fée	*Sinopteridaceae*	»	»
Anogramma leptophylla (Sw.) Link	*Hemionitidaceae*	»	»
Cheilanthes hirta Sw.	*Sinopteridaceae*	»	»
C. lanosa (Michaux) Watt.			
C. myriophylla Desv.			
C. pteridioides (Reichard) C. Chr.			
Ceratopteris cornuta (Beauv.) Lepr.	*Parkeriaceae*	*Parkeriaceae*	»
C. pteridoides (Hook.) Hieron.			
C. thalictroides (L.) Brongn.			
Coniogramme intermedia Hieron.	*Hemionitidaceae*	*Pteridaceae*	»
C. fraxinea Hieron.			
Cryptogramma acrostichoides R. Br.	*Cryptogrammaceae*	»	»
C. crispa (L.) R. Br.			
C. stelleri (S. G. Gmel.) Prantl			
Doryopteris concolor (Langsd. et Fisch.) Kuhn	*Sinopteridaceae*	»	»
D. ludens Hieron.			
D. pedata (L.) Fée			
Hemionitis ariifolia (Burm. f.) Moore	*Hemionitidaceae*	»	»
H. palmata L.			
Llavea cordifolia Lag.	*Cryptogrammaceae*	»	»
Notholaena maranthae (L.) Desv.	*Sinopteridaceae*	»	»
N. sinuata (Lag.) Kaulf.			
Onychiam japonicum (Thunb.) G. Kunze	*Cryptogrammaceae*	»	»
O. siliculosum C. Chr.			
Pellaea falcata (R. Br.) Fée	*Sinopteridaceae*	»	»
P. flexuosa (Kaulf.) Link			
P. rotundifolia (Forst.) Hook.			
P. sagittata (Cav.) Link			
P. viridis (Forsk.) Prantl			
Pityrogramma calomelanos (L.) Link	*Hemionitidaceae*	»	»
P. sulphurea (Swartz) Maxon			
Pteris biaurita L.	*Pteridaceae*	»	»
P. ensiformis Burn.			
P. longifolia L.			
P. multifida Poir.			
P. palustris Poir.			

Виды	Семейство		
	Pichi-Sermolli, 1977	Тахтаджян, 1986	Tryon, Tryon, Kramer, 1990
P. podophylla Swartz			
P. quadriaurita Retz.			
P. semipinnata L.			
P. tremula R. Br.			
P. vittata L.			
Vittaria flexuosa Fée	*Vittariaceae*	*Vittariaceae*	*Vittariaceae*

2000), имеют тропическое или субтропическое происхождение, поэтому материал из природы получить весьма затруднительно. Споры проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри на среде Кнопа. Чашки с посевами размещали на стойке у окна северной экспозиции, что защищало посевы от прямых солнечных лучей. Высевали споры в несколько этапов в феврале—марте. Стадию прорастания и развития молодого проталлия наблюдали на жидкой питательной среде, затем для дальнейшего нормального развития молодые гаметофиты пересаживали в чашки Петри на земляную смесь (pH около 6.5). Наблюдения и зарисовки проводили непосредственно на живом материале без предварительной фиксации. Для изучения строения генеративных органов зрелые талломы фиксировали в смеси ФАА (70%-й этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7).

Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Гаметофит папоротника — автотрофный, независимый организм с определенной формой роста, структурой и способом воспроизводства. Обычно это длительная стадия в истории жизни папоротника, но не доминирующая. По сравнению со спорофитом, гаметофит папоротника — относительно простое образование, очень маленькое, чаще всего пластинчатое со специализированными органами. Гаметофитная фаза начинается с формирования спор в спорангии. Споры прорастают, формируется проталлий, на котором образуются генеративные органы, после слияния гамет начинает свою жизнь вторая фаза — спорофит. Хотя спора — первая стадия гаметофита, термин гаметофит обычно используется в морфологии папоротника, чтобы обозначить только проталлий. Многочисленные исследования показали, что как строение споры, так и тип прорастания являются важными систематическими признаками. Каждая крупная систематическая группа папоротников характеризуется определенным типом прорастания.

Споры большинства изученных представителей *Pteridales* радиально-симметричные, трехлучевые, почти треугольные в очертаниях (Сладков, 1961; Рябкова, 1963, 1982; Сладков, Варламова, 1971; Erdtman, Sorsa, 1971). Периспорий обычно ясно выражен, тонкий, с бугорчатой скульптурой. Все изученные виды прорастают очень быстро, через 3—10 дней после посева.

У всех исследованных видов прорастание начинается одинаково. Первое клеточное деление в прорастающей споре формирует стенку параллельно экваториальной плоскости споры, а удлинение первого ризоида и формирующегося проталлия идет в плоскости, параллельной полярной оси споры. При прорастании спора

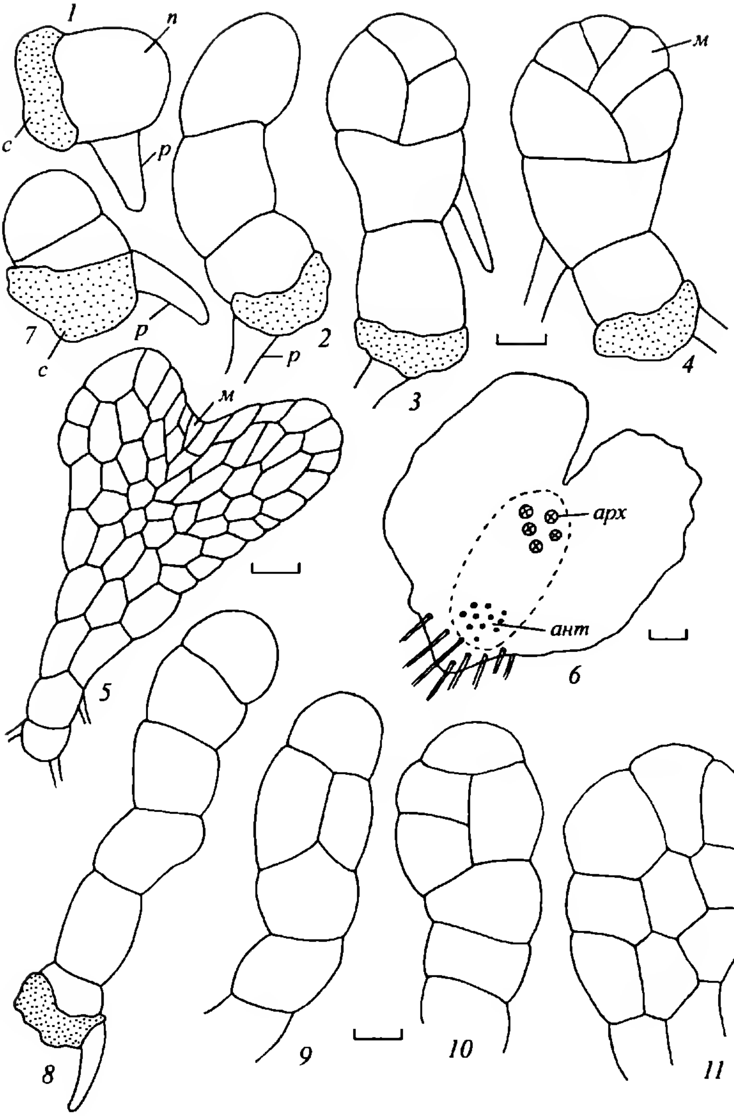


Рис. 1. Прорастание и развитие проталлия *Adiantum cuneatum* (*1*—*6*) и *Pteria biaurita* (*7*—*11*).
ант — антеридий, *арх* — архегоний, *м* — меристематическая клетка, *п* — проталлиальная клетка, *р* — ризоид, *с* — оболочка споры. Масштабные лииейкн: *1*—*4*, *7*—*11* — 0.05; *5* — 0.1 мм; *6* — 0.1 см.

делится на 2 неравные клетки: маленькую ризоидальную, которая дифференцируется в первый ризоид, и несколько бóльшую — проталлиальную, которая дает начало протонеме (рис. 1, *1*, *7*, *8*). Согласно классификации B. K. Nayar, S. Kaur (1968), такое прорастание можно определить как полярное по типу Vittaria. Проталлиальная инициаль затем делится стенкой, перпендикулярной к первой, на 2 равные дочерние клетки, из которых одна остается пассивной базальной и продуцирует только ризоиды, а вторая серией делений, параллельных второй клеточной перегородке, формирует протонему (рис. 1, *2*). Проталлиальная нить растет очень быстро, уже через неделю длина однорядной нити составляет 4—8 клеток. На этой стадии начинается формирование проталлиальной пластинки. Терминальная клетка нити дважды делится косыми перегородками, образуя апикальную обратноконусовидную меристематическую клетку (рис. 1, *3*). Через некоторое время формируется симметричный лопатчатый таллом с верхушечной меристематической клеткой (рис. 1, *4*). Меристематическая клетка начинает активно делиться наклонными параллельными перегородками (рис. 1, *5*). Дочерние клетки повторными поперечными и продольными делениями формируют расширенную обратнояйцевидную проталлиальную пластинку толщиной в одну клетку. Затем меристематическая клетка делится поперечной перегородкой, дочерняя клетка делится 2 или 3 перегородками, параллельными друг другу. Эти клетки составляют многоклеточную меристему, которая затем формирует утолщенную центральную подушку. Этот тип развития проталлия соответствует типу Adiantum (Nayar, Kaur, 1969), и по данной схеме развиваются проталлии у видов родов *Anogramma*, *Coniogramme* (Арнаутова, 1998), *Adiantum*, *Aleuritopteris* (Арнаутова, 2002), *Doryopteris*. Результатом становится сердцевидный, симметричный таллом с широкой архегониальной подушкой толщиной 4—6 слоев клеток (рис. 1, *6*). Генеративные органы имеют обычную для высших папоротников структуру. Антеридии полусферические, крупные, развиваются по типу Polypodiaceae (Davie, 1951), состоят из 3 клеток: дисковидной базальной, кольцевой и оперкулярной (рис. 3, *2*). При созревании они вскрываются латеральной порой на оперкулярной клетке (рис. 3, *4*). Архегонии образуются на талломах несколько позднее антеридиев. Брюшко архегония, где находится яйцеклетка, погружено в ткань таллома, наружу выдается только шейка архегония, которая состоит из 5—6 пар удлиненных клеток и изогнута в направлении расположения антеридиев (рис. 3, *6*). Архегонии на зрелых талломах располагаются в зоне верхушечной выемки, а антеридии занимают аксиальное положение (Momose, 1958) в базальной части подушки. Исключение составляют талломы *Anogramma leptophylla*, где обычная архегониальная подушка отсутствует, а формируется специализированный подземный клубенек, на котором и располагаются генеративные органы (Арнаутова, 1998).

У второй группы видов формирование таллома идет по типу Ceratopteris. Развитие по этому типу отличается отсутствием на молодом проталлии меристемной зоны (рис. 1, *9*, *10*, *11*). Многоклеточная меристема образуется позднее из латеральных клеток проталлия. Образовавшийся сердцевидный таллом оказывается асимметричным со смещенной верхушечной выемкой и неравными крыльями (*Acrostichum*, *Actiniopteris*, *Adiantopsis*, *Ceratopteris*, *Cheilanthes*, *Cryptogramma*, *Hemionitis*, *Llavea*, *Notholaena*, *Onychium*, *Pellaea*, *Pityrogramma*, *Pteris*). Нельзя не отметить, что у некоторых родов встречается смешанный тип развития (например, у *Cheilanthes*, *Notholaena*, *Pellaea*), когда меристемная клетка обозначается рано, но деление идет неравномерно и как результат формируется асимметричный таллом. Поскольку уже неоднократно отмечено (Рябкова, 1963; Сладков, Варламова, 1971; Trivedi, Kher, 1975), что у представителей *Pteridales* в спорангиях могут образовываться споры радиально-симметричные, билатеральные и промежуточного строения, не удивляет и наличие смешанного типа развития проталлия. Строение и расположение генеративных органов сходны с таковыми предыдущей группы (рис. 3, *3*).

Третий тип проталлиального развития, который наблюдался среди исследованных видов, — тип Kaulinia. Данный тип развития проталлия отмечен только для *Vittaria flexuosa*. Споры *Vittaria* (билатеральные, хотя наблюдается и некоторое количество радиальных) имеют полярное прорастание (рис. 2, *1*, *2*), такого же типа, как и у остальных представителей *Pteridales* (тип прорастания Vittaria). Надо отметить, что часть спор прорастает еще в спорангии и высыпаются они, уже поделившись на 2 клетки. Основная масса спор прорастает через 2—3 недели после посева. Про-

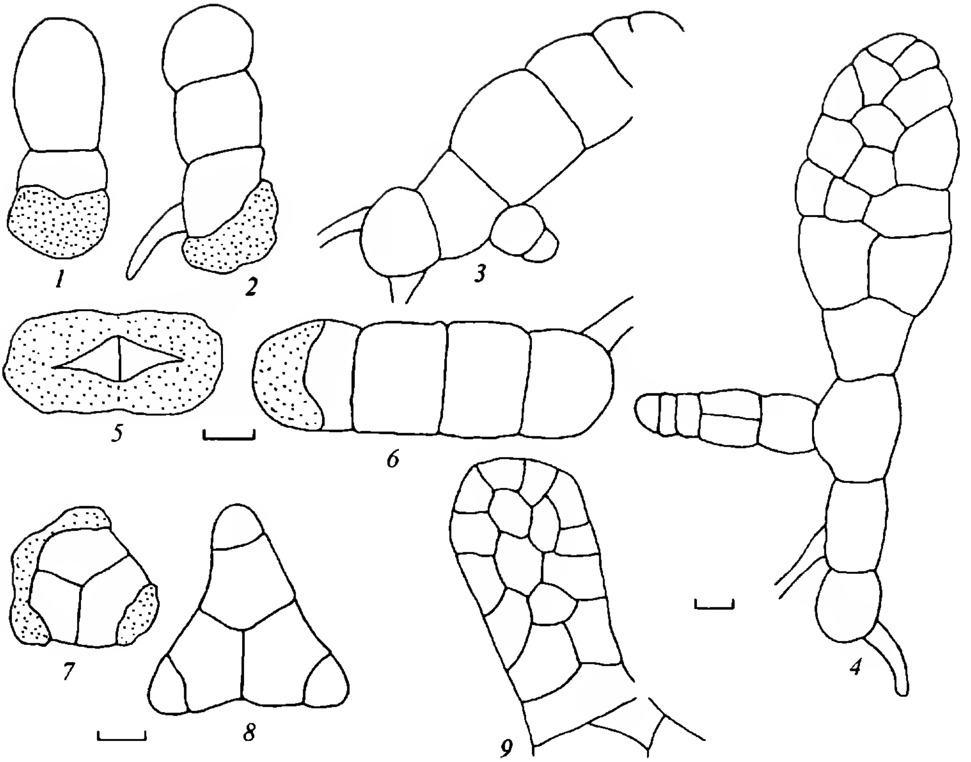


Рис. 2. Прорастание и развитие проталлиев *Vittaria flexuosa* (*1—4*), *Pleurosoriopsis makinoi* (*5, 6*) и *Hymenophyllum* sp. (*7—9*).

Масштабные линейки, мкм: *1—3, 5—8* — 0.05; *4, 9* — 0.1.

таллиальная инициаль начинает быстро делиться параллельными перегородками, образуя длинную протонему. Протонема может ветвиться (рис. 2, *3*). Затем в возрасте 3—4 мес., после продольного деления нескольких апикальных клеток формируется лентовидная безмеристемная пластинка удлиненной формы с закругленным апексом (рис. 2, *4*). Меристематической клетки или меристемной зоны не образуется. Не формируется и никакой центральной утолщенной подушки. Генеративные органы обычного для лептоспорангиатных папоротников типа (рис. 3, *4*, *7*). Антеридии начинают образовываться рано, еще на стадии протонемы, на боковых выростах нити. На взрослом талломе антеридии сосредоточиваются в нижней части, ближе к подножию. Архегонии формируются позднее, когда возраст таллома составляет не менее полутора лет, на небольших утолщенных зонах, нерегулярно рассеянных в центральной части лентовидного таллома. Гаметофит *Vittaria* многолетний (Yoroi, 1975). Для зрелых талломов отмечено вегетативное размножение геммами (Emigh, Farrar, 1977), нитевидными структурами из удлиненных клеток (рис. 3, *9*).

Заключение

Проведенные исследования показали неоднородность порядка *Pteridales* по морфологии и развитию гаметофита. На этом основании можно считать, что объединение всех родов в одно сем. *Pteridaceae*, как это предлагают, например, R. M. Tryon, A. F. Tryon, K. U. Kramer (1990), неправомерно. Между родами имеются различия

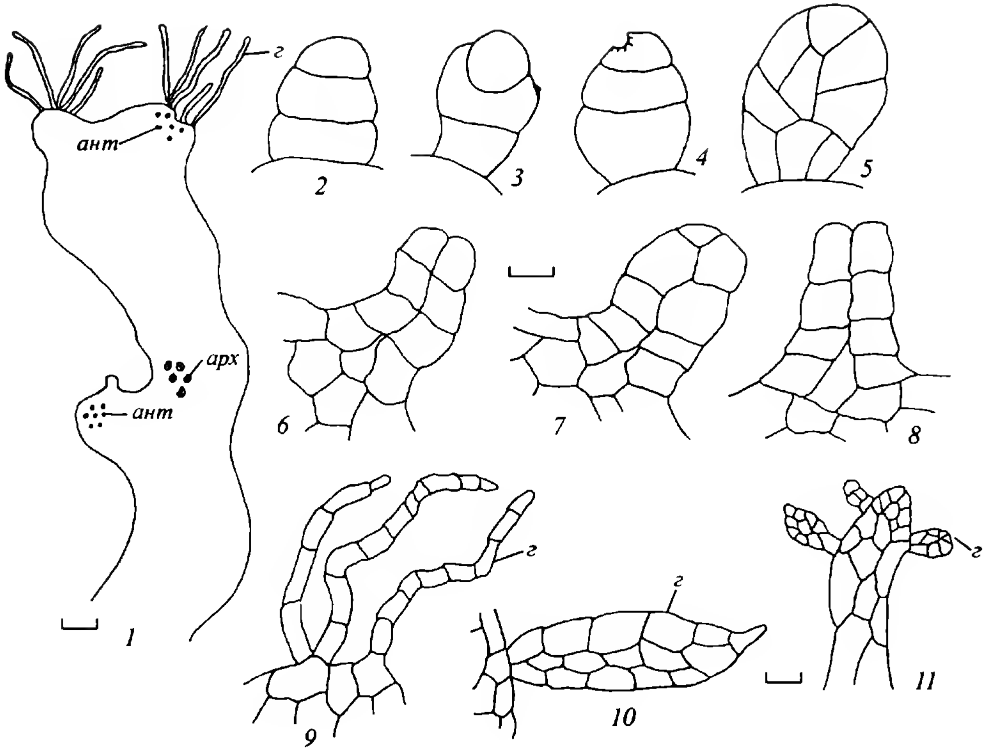


Рис. 3. Генеративные органы и геммы *Adiantum cuneatum* (*2, 6*), *Pteris* (*3*), *Vittaria flexuosa* (*1, 4, 7, 9*), *Pleurosoriopsis makinoi* (*7, 10*). *Hymenophyllum* sp. (*5, 8, 11*).

ант — антеридий, *арх* — архегоний, *г* — гемма. Масштабные линейки: *1* — 0.1 см; *2—8* — 0.025; *9—11* — 0.1 мм.

по типу формирования проталлия, по форме гаметофита и по распределению генеративных органов на талломе. Это указывает на наличие в порядке нескольких семейств. Апомиктичное развитие, хотя и характерно для порядка, отмечено не для всех родов.

Вполне очевидно, что гаметофит *Vittaria flexuosa* резко отличается от типичного гаметофита *Pteridales* как по развитию, так и по форме зрелого таллома. Подобный лентовидный безмеристемный таллом с многочисленными беспорядочно расположенными генеративными зонами встречается в сем. *Hymenophyllaceae* (рис. 2, *7*, *8*, *9*) и у рода *Pleurosoriopsis* Fomin (рис. 2, *5*, *6*, *7*), который до сих пор занимает в системе *Polypodiophyta* неясное положение. Некоторые птеридологи даже включают род *Pleurosoriopsis* в сем. *Pteridaceae* (Tryon et al., 1990). Специфическое развитие и строение гаметофита *Pleurosoriopsis* (билатеральные споры, экваториальное прорастание по типу Pleurosoriopsis (рис. 2, *5*, *6*), формирование таллома по типу Kaulinia, лентовидный опушенный таллом, вегетативное размножение геммами) не дают оснований относить этот род к какому-либо известному семейству (Арнаутова, 2000). Целесообразно выделение этого рода в особое семейство. При этом трудно найти признаки, которые бы указывали на родство сем. *Pleurosoriopsidaceae* Kurita et Ikebe ex Ching с *Pteridales*.

Представители сем. *Vittariaceae* и *Hymenophyllaceae* схожи по форме таллома, но по строению генеративных органов гаметофиты этих 2 семейств хорошо различимы. Гаметофиты сем. *Hymenophyllaceae* имеют примитивные крупные и сложные по структуре антеридии (рис. 3, *5*), тогда как антеридии у *Vittaria* и *Pleurosoriopsis* трехклеточные, обычного для лептоспорангиатных папоротников строения. Основываясь на признаках гаметофита, можно считать близкими семейства *Vittariaceae* и *Pleurosoriopsidaceae*, но, учитывая особенности строения их гаметофитов, неправомерно включать их в порядок *Pteridales*. Строение гаметофитов, скорее, сближает эти семейства с *Loxogrammaceae* или с некоторыми родами из сем. *Polypodiaceae* (представители подсемейств *Microsorioideae* и *Pleopeltidoideae*) (Nayar, Kaur, 1971).

Прослеживая связи порядка *Pteridales* с другими порядками по признакам гаметофитов, можно вслед за большинством птеридологов предположить его происхождение от порядка *Schizaeales*, вероятнее от сем. *Lygodiaceae*, так как представители этого семейства имеют сходный сердцевидный таллом, развитие которого также проходит по типу Adiantum (Heim, 1896; Rogers, 1923). Можно искать и другие параллели с порядком *Schizaeales*: например, многолетний, клубневидный подземный таллом у представителей рода *Actinostachys* Wall (сем. *Schizaeaceae*) и многолетний клубенек с генеративными органами у *Anogramma leptophylla*. Однако это предварительные выводы, так как требуются дополнительные сведения о гаметофитах представителей порядка *Schizaeales*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49270).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнаутова Е. М. Гаметофиты папоротников флоры СССР // Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. С. 111—118.

Арнаутова Е. М. Развитие и строение гаметофитов *Coniogramme intermedia* и *Anogramma leptophylla* (*Pteridaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 71—76.

Арнаутова Е. М. Изучение гаметофита папоротника *Pleurosoriopsis* (*Pleurosoriopsidaceae*) и его значение для систематики рода // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 100—105.

Арнаутова Е. М. Морфология гаметофита *Aleuritopteris argentea* (*Sinopteridaceae*) // Матер. I Междунар. науч.-практич. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 74—75.

Рябкова Л. С. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Флора Таджикской ССР. М.; Л., 1963. Т. 11. С. 426—428.

Рябкова Л. С. Палинография флоры Таджикской ССР. Папоротникообразные—злаки. Л., 1982. 79 с.

Сладков А. Н. Споры настоящих папоротников подсемейства *Pterideae* Diels флоры СССР // Вестн. МГУ. Сер. IV, биология. 1961. № 6. С. 45—52.

Сладков А. Н., *Варламова Л. И.* О морфологии спор некоторых видов *Adiantum* // Вестн. МГУ. Сер. IV, биология. 1971. № 1. С. 108—110.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. № 4 (1—2). С. 36—72.

Copeland E. W. Genera filicum // Chron. Bot. Co. 1947. 247 p.

Crabbe A. C., *Jermy J. A.*, *Mickel J. T.* A new generic sequence for the pteridophyte herbarium // Fern Gaz. 1975. Vol. 11. N 1—2. P. 141—162.

Davie J. H. The development of the antheridium in the *Polypodiaceae* // Am. J. Bot. 1951. Vol. 38. P. 621—628.

Emigh V. D., *Farrar D. R.* Gemmae: a role in sexual reproduction in the fern genus *Vittaria* // Science. 1977. Vol. 198. P. 297—298.

Erdtman G., *Sorsa P.* Pollen and spore morphology. Plant taxonomy. *Pteridophyta* // Stockholm, 1971. 300 p.

Heim C. Untersuchungen über Farnprothallien // Flora. 1896. Bd 82. S. 329—373.

Holttum R. E. The classification of ferns // Biol. Rev. 1949. Vol. 24. N 3. P. 267—296.

Momose S. The anteridial area of the foliate type prothallium in ferns // J. Jap. Bot. 1958. Vol. 33. N 2. P. 33—37.

Nayar B. K. A phylogenetic classification of the homosporous ferns // Taxon. 1970. Vol. 19. N 2. P. 229—236.

Nayar B. K., Kaur S. Spore germination in homosporous ferns // J. Palynology. 1968. Vol. 4. P. 1—14.

Nayar B. K., Kaur S. Types of prothallial development in homosporous ferns // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 2. P. 179—188.

Nayar B. K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. Vol. 37. N 3. P. 295—396.

Pichi Sermolli R. E. G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi // Webbia. 1977. Vol. 31. N 2. P. 313—512.

Rogers L. M. Development of the prothallus of *Lygodium palmatum* // Bot. Gaz. 1923. Vol. 75. P. 75—85.

Trivedi B. S., Kher U. Morphology and germination of *Pteris cretica* spores // Curr. Sci. 1975. Vol. 44. N 7. P. 242—244.

Tryon A. F., Tryon R. M. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. 1982. Springer-Verlag, New York. 689 p.

Tryon R. M., Tryon A. F., Kramer K. U., Pteridaceae // In Kubitzki K. The families and genera of vascular plants. 1990. Vol. 1. P. 462—491.

Yoroi R. Spore germination and gametophyte development of the *Vittariaceae* (1) // J. Jap. Bot. 1975. Vol. 50. N 2. P. 33—43.

SUMMARY

The development and structure of gametophytes of some representatives of a large order *Pteridales* is investigated. In the most of *Pteridales*, germination of spores follows the *Vittaria* type, except for the genus *Pleurosoriopsis*, which is unreasonably included in the order by some pteridologists. On the basis of the analysis of the obtained data on the development and structure of *Vittaria* gametophyte, the conclusion is made about inconsistence of including the family *Vittariaceae* in the order *Pteridales*.

УДК 528.572.2 : 581.9 (470.23)

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© Е. А. Глазкова

BIDENS FRONDOSA (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД ФЛОРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ИСТОРИЯ ЕГО РАССЕЛЕНИЯ В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

E. A. GLAZKOVA. *BIDENS FRONDOSA* (*ASTERACEAE*), A NEW ADVENTIVE SPECIES FOR THE FLORA OF NORHT-WEST RUSSIA AND THE HISTORY OF ITS SPREADING IN EAST EUROPE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@pochta.ru; eglazkova@hotmail.com
Поступила 22.03.2005

Приведены сведения о находке на о-ве Котлин нового для Северо-Запада России адвентивного вида — *Bidens frondosa* L. Представлена история расселения этого североамериканского вида в Восточной Европе и на некоторых сопредельных территориях. Показана динамика распространения *Bidens frondosa*. Обсуждаются факторы, позволяющие этому виду быстро распространяться и активно внедряться в ценозы.

Ключевые слова: *Bidens frondosa*, Восточная Европа, динамика распространения, адвентивные виды, инвазионные виды, о-в Котлин, Кронштадт.

В последнее время публикуются многочисленные данные о находках новых адвентивных видов. Безусловно, информация о времени появления того или иного вида в регионе чрезвычайно важна, но не меньший интерес представляют и сведения о дальнейшей судьбе адвентивных видов. Особенно ценны они в отношении инвазионных видов, которые способны быстро распространяться и внедряться в естественные растительные сообщества. Этим видам в последнее время уделяется большое внимание, поскольку многие из них являются злостными сорняками. Кроме того, инвазионные виды, внедряясь в естественные ценозы, часто значительно изменяют их структуру, нередко вытесняя аборигенные виды в силу большей конкурентоспособности.

Настоящая статья посвящена одному из инвазионных видов, в последние десятилетия стремительно расширяющему свой ареал, — *Bidens frondosa* L. (череда облиственная). Нашей целью было не только привести сведения о первой находке этого вида на Северо-Западе России, но и, обобщив имеющиеся литературные данные по географии вида, представить историю расселения *B. frondosa* в Восточной Европе и на некоторых сопредельных территориях.

При изучении флоры о-ва Котлин (г. Кронштадт) в августе 2004 г. нами был обнаружен новый для флоры Северо-Запада России североамериканский вид — *Bidens frondosa*. Приводим данные о его местонахождении: «Ленинградская обл., о-в Котлин (г. Кронштадт), в основании бухты между дамбой и северным побережьем острова, среди тростника вдоль тропинки к заливу, немного восточнее дамбы (N 60° 00.82′, E 29° 45.037′). 23 VIII 2004 (пл.). Е. А. Глазкова» (LE). Здесь *B. frondosa* образует значительные заросли, отдельные растения достигают высоты 110—130 см. Вид встречается вместе с *Lactuca serriola* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Atriplex sagittata* Borkh., *A. littoralis* L., *Bidens tripartita* L., *Epilobium hirsutum* L., *E. adenocaulon* Hausskn., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sambucus racemosa* L., *Urtica dioica* L.

Поскольку локальная популяция вида представлена многими особями в плодоносящем состоянии, можно предположить, что вид растет на о-ве Котлин уже не первый год. Велика вероятность обнаружения этого вида на рудеральных местах в С.-Петербурге. Нахождение на Северо-Западе России *B. frondosa*, где этот вид никогда раньше не указывался, свидетельствует о дальнейшей экспансии североамериканского пришельца, продолжающего занимать все новые территории как в Европе, так и в Азии.

Систематика и морфология

Bidens frondosa принадлежит к секции *Platycarpaea* DC., характеризующейся двусторонними сплющенными семянками (Корнась, 1960). Некоторые исследователи (Мосякин, 1988а; Скворцов, 1982; Комжа, 2004; и др.) отмечают, что *B. frondosa* по габитусу напоминает нашу обычную *B. tripartita* L. Между тем, сходство между этими 2 видами выражается только в одинаковых по размеру и форме корзинках. *B. frondosa* хорошо отличается от *B. tripartita* 3—5-рассеченными листьями с узкими некрылатыми черешками и сегментами листьев на хорошо выраженных черешочках, а также семянками, густо усаженными бородавочками (хорошо заметны только у зрелых семянок!), опушенными по всей поверхности прижатыми или слегка отстоящими по краям семянки направленными вверх волосками (рис. 1). На наш взгляд, *B. frondosa* больше напоминает другой близкородственный североамериканский вид — *Bidens vulgata* Greene, в настоящее время уже натурализовавшийся в ряде стран За-

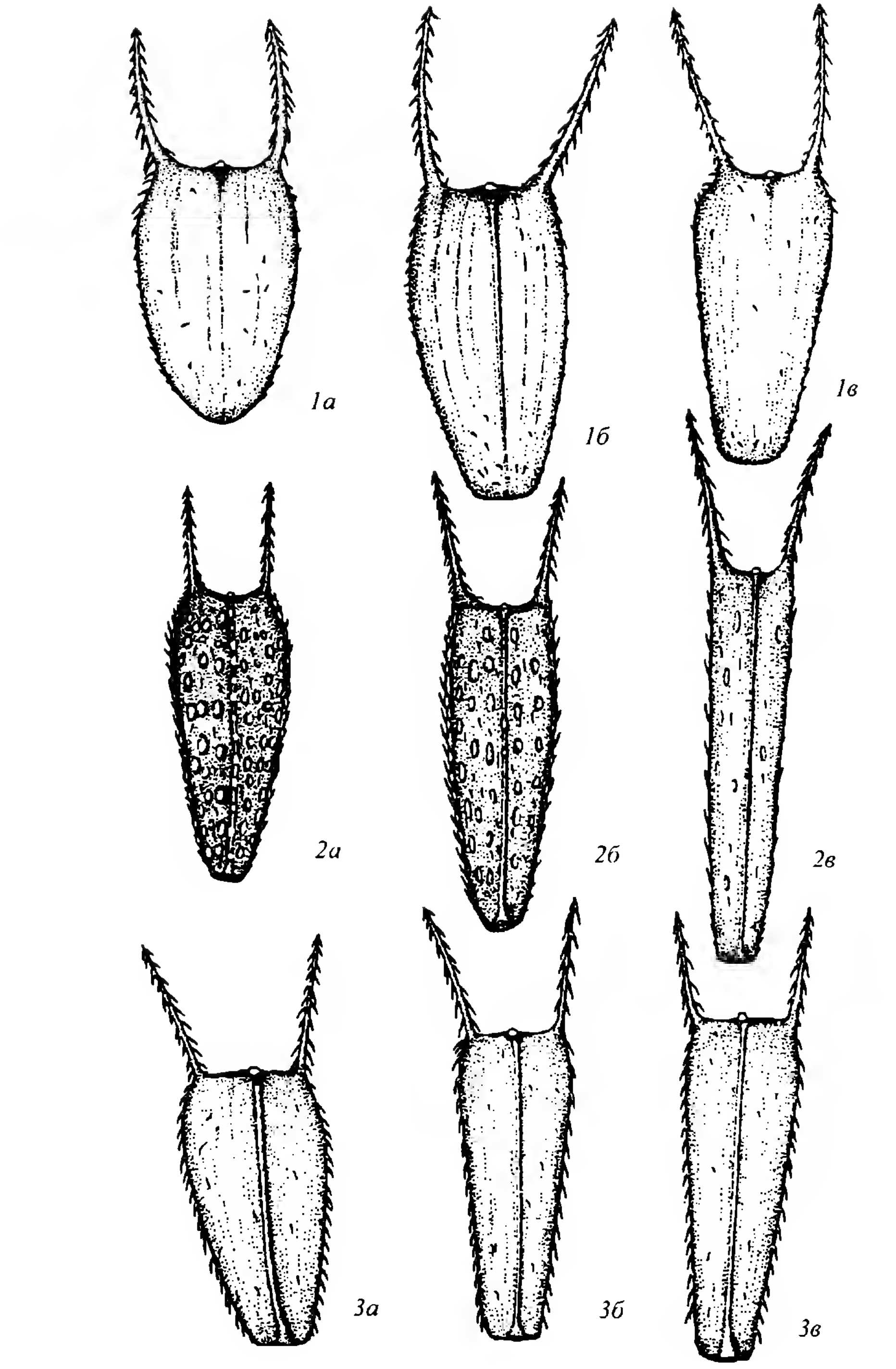


Рис. 1. Семянки по: Tatić, Żukowski, 1973.

1 — *Bidens vulgata* Greene, *2* — *Bidens frondosa* L., *3* — *Bidens tripartita* L. Для всех видов: *а* — семянки наружного ряда корзинки, *б* — семянки из среднего ряда (из $^1/_2$ радиуса корзинки), *в* — семянки из центра корзинки.

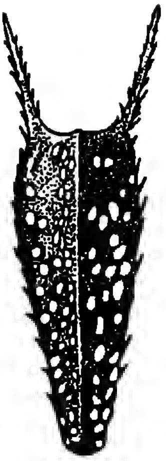


Рис. 2. Семянка *Bidens frondosa* var. *anomala* Port. ex Fern. (по: Trzcińska, 1961).

падной Европы.[1] Для Восточной Европы этот вид еще не приводился, однако вероятность его обнаружения в ближайшем будущем велика; он известен уже из ряда местонахождений в южной Финляндии[2] (Kurtto, 1998), куда впервые был занесен в 1980 г. (г. Хельсинки) с семенами подсолнечника (Kurtto, 1982).

Bidens vulgata, подобно *B. frondosa*, имеет 3—5-рассеченные листья с узкими некрылатыми черешками и сегментами листьев на заметных черешочках. Главными же отличиями *B. frondosa* от *B. vulgata* являются размер корзинок и число наружных листочков обертки: у *B. vulgata* корзинки обычно значительно крупнее (до 15—25 мм), наружных листочков обертки 10—16, тогда как у *B. frondosa* их 5—8. Кроме того, в отличие от *B. frondosa* семянки *B. vulgata* в верхней части (ближе к остям) покрыты вниз направленными шипиками, а в нижней части — направленными вниз щетинками (рис. 1). Отличаются виды и по форме сегментов листа — у *B. frondosa* они длинно заостренные на верхушке.

В своей монографии E. E. Scherff (1937) помимо типовой приводит еще 3 разновидности *B. frondosa*: var. *anomala* Port. ex Fern., var. *pallida* Wieg., var. *stenodonta* Fern. et St. John. В современных работах в естественном ареале различают 1 гибрид, 1 форму и около 6 разновидностей *B. frondosa*. Однако в Северной Америке слабо выраженные микровиды столь многочисленны, что при желании разновидностей можно описать значительно больше (Виноградова, 2003).

На Северо-Западе России (о чем свидетельствует наш материал) и в большинстве других регионов Восточной Европы отмечена типовая разновидность *B. frondosa*. В Восточной Европе изредка встречается также *B. frondosa* var. *anomala* Port. ex Fern., отличающаяся от типовой разновидности направленными вверх, а не вниз щетинками на остях семянки (рис. 2). В Западной Европе *B. frondosa* var. *anomala* также встречается редко, в частности отмечена в Германии, Польше, Чехословакии (Trzcińska, 1961, Lhotská, 1965, 1968b, c). Формы, отличающиеся от типовых разновидностей только направлением щетинок на остях семянок, описаны и для ряда других видов рода *Bidens* L. (Scherff, 1937).

Особенности экологии и биологии

На своей родине, в Северной Америке, *B. frondosa* чаще всего растет по берегам водоемов, но встречается также на рудеральных местах, а иногда как сорняк на полях.

---

[1] *Bidens vulgata* Greene впервые в Европе был обнаружен в 1840 г. в Италии (Sherff, 1937), позднее был найден в Скандинавии (Kurtto, 1982, 1998), Франции (Tutin, 1976), Румынии (Morariu, 1966; Vicol, 1970), Югославии (Tatić, Żukowski, 1973), Германии (Schumacher, 1942). В настоящее время продолжает распространяться в Западной Европе, хотя и не такими быстрыми темпами, как *B. frondosa*.

[2] Для южной Финляндии указывается *Bidens vulgata* Greene var. *puberula* (Wiegand) Greene (Retkeilykasvio, 1998, цит. по: Kurtto, 1998). Эта разновидность отличается от типовой хорошо выраженным опушением частей растения. Однако E. E. Sherff (1937), монограф рода *Bidens* L., подчеркивал, что опушение у *B. vulgata* очень сильно варьирует. Иногда растение очень густо опушено, а иногда опушение настолько слабое, что разновидность *B. vulgata* Green var. *puberula* очень сложно отличить от типовой.

В Европе этот инвазионный вид, с одной стороны, активно внедряется в естественные сообщества по берегам водоемов, где растет вместе с другими мезофильными и гигрофильными видами, с другой — встречается в рудеральных местах (в населенных пунктах, вдоль железных и шоссейных дорог, возле ж.-д. станций и т. д.) (Тихомиров, 1987; Игнатов, 1988; Мосякин, 1988а; Артеменко, 1980; Лисицына и др., 1993; Зернов, 2000; Сухоруков, Березуцкий, 2000; Виноградова, 2003; Папченков, 2003а, б и др.; Комжа, 2004).

Большинство исследователей отмечают быстрое расселение *B. frondosa*, а также указывают на то, что этот вид занимает местообитания, характерные для *B. tripartita* (берега водоемов, сады, огороды, рудеральные места), и вытесняет последнюю из фитоценозов. Это явление наблюдается во многих регионах средней и южной России, где *B. frondosa* успешно натурализовался и заняя все доступные экологические ниши. Кроме того, *B. frondosa* способен вытеснять не только *B. tripartita*, но и *B. cernua* из природных сообществ. В частности, в Ростовской обл. этот вид практически замснил *B. cernua* (Виноградова, 2003), в Тульской обл. он также ведет себя весьма агрессивно, местами вытесняя *B. tripartita* и *B. cernua* из ценозов (Щербаков, 1999).

Представляют интерес данные А. П. Сухорукова и М. А. Березуцкого (2000), касающиеся экологической приуроченности *B. frondosa* в Средней России. По их наблюдениям *B. frondosa* в Нечерноземье является обычным видом и произрастает чаще на вторичных местообитаниях, нередко вытесняя аборигенную *B. tripartita*. В черноземных же областях этот вид встречается спорадически, внедряясь в естественные ценозы по берегам водоемов, и редко входит в состав рудеральных сообществ.

Экологические и биологические особенности *B. frondosa*, позволяющие ему быстро распространяться и внедряться в естественные ценозы, в Чехии были детально изучены S. Hejný (1948, 1964) и M. Lhotská (1968b, c). В частности, M. Lhotská (1968b, c) показала, что главной причиной большей конкурентоспособности *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* является более раннее прорастание семянок *B. frondosa*. В условиях Центральной Чехии семянки *B. frondosa* прорастают на 7—10 дней раньше, чем у *B. tripartita*. Это преимущество позволяет североамериканскому пришельцу не только успешно конкурировать с *B. tripartita*, но и вытеснять его из растительных сообществ. Однако наблюдения в некоторых районах Центральной России, например в Брянской обл. (Скворцов, Булохов, Величкин и др., 1982), а также в Северной Осетии (Комжа, 2004) показали, что в условиях этих регионов *B. frondosa* имеет несколько более поздние сроки прохождения всех фенофаз по сравнению с *B. tripartita*, что, впрочем, не мешает ей успешно конкурировать с аборигенными видами череды.

Всестороннее исследование экологических аспектов распространения *B. frondosa* в Центральной Европе провел U.-V. Köck (1988). Проанализировав экологические и биологические особенности *B. frondosa* и *B. tripartita* (репродуктивные особенности, характер роста и развития, особенности прорастания семян и т. д.), он обоснованно доказал значительно большую конкурентоспособность *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* и сделал вывод о способности североамериканского вида вытеснять аборигенный вид *B. tripartita*.

Большой интерес представляют экспериментальные исследования Ю. К. Виноградовой (2003), изучавшей темпы прорастания семян, скорость роста, особенности размножения и т. д. в искусственных популяциях *B. frondosa* и *B. tripartita* из семян, собранных в городах Ростове-на-Дону и Таганроге. Ею было показано, что в искусственных популяциях по всем показателям преимущество имел *B. frondosa*.

Заслуживают внимания и многолетние наблюдения В. Г. Папченкова (2003а) за расселением *B. frondosa* в бассейне р. Волги. Помимо высокой жизнеспособности и обильного плодоношения, он отмечает высокую гибридогенную активность *B. frondosa*, что также позволяет этому виду постепенно вытеснять *B. tripartita* из ценозов.

Однако сведения о гибридизации *B. frondosa* с другими видами рода *Bidens*, в частности с *B. tripartita*, противоречивы. Большинство исследователей отмечают, что гибридов *B. frondosa* они не наблюдали. Так, С. Л. Мосякин (1988а, б) сообщает, что гибрид между *B. frondosa* и *B. tripartita* (= *B.* × *garumnae* Jean. et Debr.), отличающийся от типичной *B. frondosa* крылатыми черешками листьев, неясно бородавчатыми семянками и менее выраженной зубчатостью сегментов листа, встречается на Украине крайне редко. Из нескольких тысяч исследованных в природе и гербариях растений было выявлено только несколько экземпляров из мест совместного произрастания родительских видов в окрестностях г. Киева. Этот факт С. Л. Мосякин объясняет тем, что для *B. frondosa* характерна агамоспермия, а нормальное скрещивание наблюдается редко, что было показано американскими исследователями (Crowe, Parker, 1981).

Несмотря на противоречивость некоторых сведений, касающихся биологических и экологических особенностей *B. frondosa*, безусловно, мы имеем дело с очень активным видом, способным в силу своей высокой конкурентоспособности успешно внедряться в естественные ценозы, вытеснять из них *B. tripartita*, стремительно распространяться и занимать все новые и новые территории.

Динамика распространения

Первое указание о появлении *B. frondosa* в Европе относится к XVIII в. A. Thellung (1912) сообщает, что этот вид впервые был обнаружен в 1762 г. в ботаническом саду в Монпелье (Франция), где натурализовался, однако за пределы сада не выходил. В 1777 г. *B. frondosa* был найден в бассейне р. Одер в окрестностях г. Вроцлава (Польша) (Kroker, 1790; Lhotská, 1966). В XIX в. вид появился в Италии (1834 г.), Португалии (1877 г.), Германии (1894 г.), Чехословакии (1894 г.), Польше (1896 г.) (Hegi, 1918; Schumacher, 1942; Trzcińska, 1961; Pyšek et al., 2002). A. Schumacher (1942) составил карту, показывающую историю миграции *B. frondosa* и перечень местонахождений этого вида в Западной Европе. Особенно стремительно вид стал распространяться в Европе после Второй мировой войны и к 1975 г. *B. frondosa* натурализовался уже во многих странах Атлантической, Центральной и Южной Европы (Lhotská, 1968а; Vicol, 1970; Tutin, 1976).

На территории бывшего СССР *B. frondosa* впервые был отмечен для юга Приморья (г. Владивосток) в 1951 г. (Воробьев, 1954). Однако, учитывая, что Д. П. Воробьев относит череду облиственную к числу видов, «прочно внедрившихся в местную флору», можно предположить, что *B. frondosa* был занесен из Северной Америки на Дальний Восток значительно раньше.

В Восточной Европе впервые был найден в 1955 г. в Белоруссии, в окрестностях г. Бреста (Корнась, 1960), куда этот североамериканский пришелец, очевидно, проник из Польши (Trzcińska, 1961). Позднее появились сообщения о новых находках *B. frondosa* на европейской территории: в 1965 г. вид был собран в г. Кирове (КОКМ; Тарасова, 2003а), в 1968 г. — в устье р. Днестра в Одесской обл. (LE), 1970 г. — в городах Киеве и Каневе (Корнась, 1971), в 1972 г. — в г. Мукачево (Хртек, Шоуркова, 1977) и на Куршской косе (Гусев, 1980), в 1973 г. обнаружен

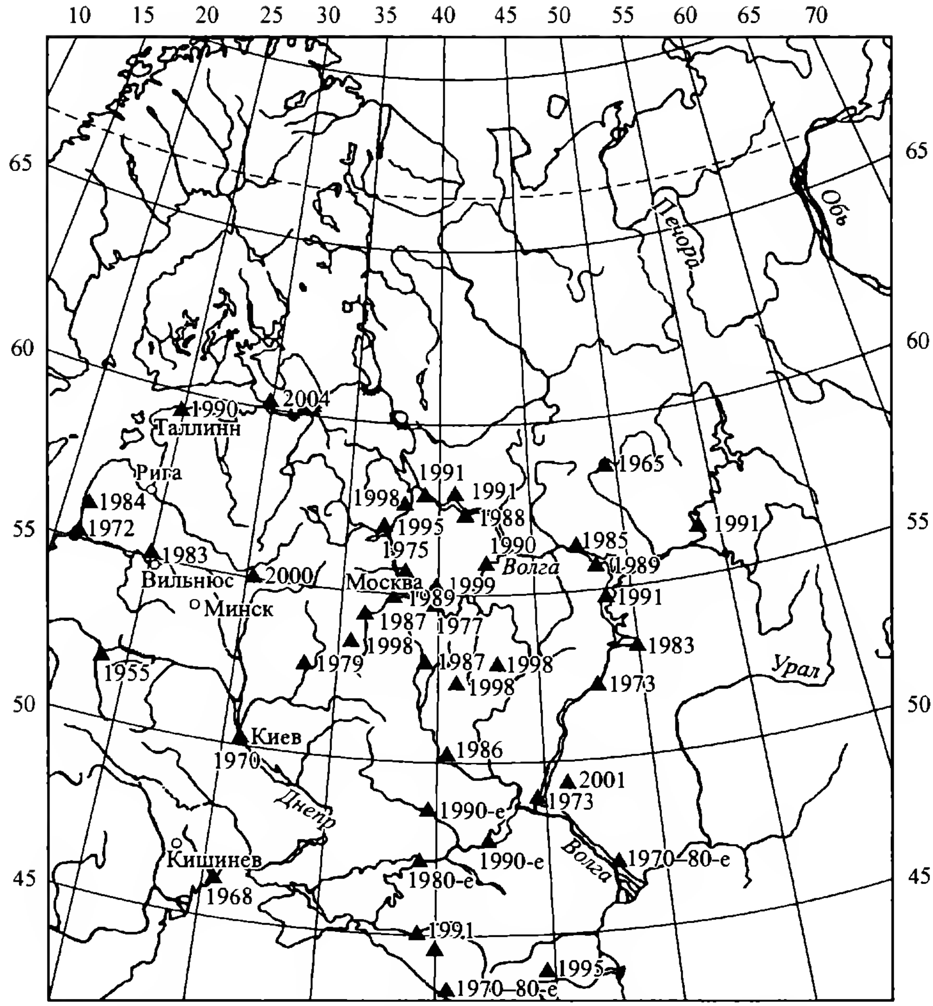


Рис. 3. Динамика распространения *Bidens frondosa* L. в Восточной Европе.

уже в Нижнем Поволжье (на Саратовском и Волгоградском водохранилищах) (Лисицына, Артеменко, 1990), в 1975 г. — в г. Москве (Макаров, Игнатов, 1983), в 1977 г. — в Рязанской обл. (Игнатов, 1988), в 1979 г. — на границе Брянской и Сумской обл. и в приокских районах Московской обл. (Скворцов, 1982). Как видим, именно в 1970-е годы происходит активное расширение ареала череды облиственной в Восточной Европе (рис. 3). Появляются многочисленные сообщения о дальнейшем распространении и натурализации *B. frondosa* на Украине (Протопопова, 1973; Бортняк, 1976; Котов, 1979; Горбик, Гусак, 1983 и др.) и в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979).

По-видимому, в конце 1970-х и начале 1980-х годов начинается быстрое расселение *B. frondosa* и на Кавказе (Игнатов, 1988), где вид начинает осваивать не только вторичные местообитания, но и активно внедряться в естественные ценозы.

В 1980-х годах череда облиственная продолжает расширять свой ареал: она обнаружена в Литве, Латвии, Республике Марий Эл, Воронежской, Калужской, Липецкой, Тульской, Ивановской, Самарской и Ростовской областях.

В 1990 г. *B. frondosa* впервые был найден в Эстонии (Гуджинскас и др., 2003), в 1991 г. — в Удмуртии (Баранова, Ильминских и др., 1992), Костромской (Папченков, Лисицына, 1992) и Ульяновской областях (Масленников, Раков, 1992). В 1995 г. *B. frondosa* приводится в качестве обычного вида уже для всех областей и республик центральной полосы Европейской России (Определитель..., 1995), в 2001 г. этот вид отмечен в европейской части Казахстана (Suchorukow, 2003), а в 2004 г. впервые обнаружен нами на Северо-Западе России — в г. Кронштадте.

Ниже приводится информация о динамике освоения видом различных регионов Восточной Европы и сопредельных территорий (время первого появления вида и его современное состояние). Районы перечислены в соответствии с районированием, принятым во «Флоре Восточной Европы» (2004).

Динамика распространения *Bidens frondosa* в Восточной Европе и на Кавказе

I. Прибалтика:

Калининградская обл.: впервые обнаружен в 1972 г. в окр. Зеленоградска на Куршской косе (Гусев, 1980). В Гербарии БИН РАН (LE) имеется гербарный образец *B. frondosa*, собранный Ю. Д. Гусевым («Калининградская обл., Куршская коса, в 1—3 км северо-восточнее Зеленоградска, на опушке леса в канаве вдоль шоссе. 5 IX 1972»). Ю. Д. Гусев (1980) отмечал, что на Куршской косе было найдено «много цветущих и плодоносящих растений вполне натурализовавшейся здесь череды многолистной». К сожалению, *B. frondosa* в «Конспект флоры Калининградской области» (Губарева и др., 1999) включена не была.

Литва: распространен вдоль р. Нямунас и по берегу Балтийского моря, в остальной части редок или отсутствует; впервые найден в 1983 г. в г. Каунас. В Литве интенсивно распространяется, очень конкурентоспособное натурализовавшееся растение (Гуджинскас, Кулль, Табака, 2003).

Латвия: известно единственное местонахождение в г. Лиепая (Табака и др., 1988), где впервые был найден в 1984 г. на берегу пруда близ морского побережья (Гуджинскас, Кулль, Табака, 2003).

Эстония: известен только из г. Таллина, где был найден в 1990 г. (Гуджинскас, Кулль, Табака, 2003).

II. Центр:

Белоруссия: впервые обнаружен в 1955 г. в г. Бресте, в канавах вдоль железной дороги (Корнась, 1960). В настоящее время встречается преимущественно в южных районах республики как по берегам рек и озер, в черноольшанниках, так и по нарушенным местообитаниям в населенных пунктах (Определитель высших растений Беларуси, 1999).

Россия.

Кировская обл.: впервые был собран А. Д. Фокиным в 1965 г. в г. Киров, по берегу р. Юльченка у Кирпичного завода (КОКМ). В настоящее время в изобилии встречается не только в городской черте, но и на прибрежных песках и глинистых берегах р. Вятки, а также в придорожных канавах за десятки километров от города, в частности вид отмечен в Государственном природном заповеднике «Нургуш» (Тарасова, 2003а, б).

Саратовская обл.: впервые обнаружен в 1973 г. на мелководьях Саратовского водохранилища, в устье р. М. Иргиз и в г. Балаково (Лисицына, Артеменко, 1990). В настоящее время спорадически встречается в области, натурализовался (Еленевский и др., 2000).

Московская обл.: впервые собран в г. Москве в 1975 г., возле ж.-д. платформы (Макаров, Игнатов, 1983). В 1979 г. *B. frondosa* уже отмечался в приокских районах Московской обл. (Скворцов, 1982). Менее чем за 10 лет с момента первой находки вид стремительно распространился как по берегам водоемов, так и по рудеральным местам (Определитель..., 1987; Игнатов и др., 1988, 1990) и в настоящее время в Московской обл. это полностью натурализовавшийся, обычный вид (Определитель..., 1995; Губанов и др., 2004).

Рязанская обл.: впервые обнаружен в 1977 г. (сборы В. Н. Тихомирова, MW; Игнатов, 1988). В настоящее время полностью натурализовался и широко распространился по всей области, особенно часто встречается в пойме р. Оки, местами в массе (Казакова, 2004). В г. Рязани и ее окрестностях стал одним из основных видов травяного покрова; во многих садах и палисадниках города вытесняет другие сорняки (Гущина, Казакова, Васильев, 1990).

Брянская обл.: впервые обнаружен в 1979 г. на границе Брянской и Сумской областей, на окраине небольшого торфяника, нарушенного сильным выпасом скота и частичной распашкой (Скворцов, 1982). Позднее был найден вдоль ручьев и по берегам стариц в пойме р. Десны в окр. г. Брянска, по правому берегу р. Судость (Скворцов, Булохов, Величкин и др., 1982). В настоящее время вид натурализовался, однако встречается спорадически: нередок на территориях с высокой антропогенной нагрузкой, вблизи крупных населенных пунктов (личн. сообщ. Н. Н. Панасенко). На территории г. Брянска это обычный вид, встречающийся как в антропогенных, так и в естественных экотопах (Панасенко, 2003).

Самарская обл.: впервые обнаружен в 1983 г. на Саратовском водохранилище, в 20 км ниже г. Самары (Лисицына, Артеменко, 1990); в 1989 г. отмечен на Самарской Луке в пойме р. Волги и на улицах г. Самары (Плаксина, 2001). По данным В. Г. Папченкова (2003а), в настоящее время *B. frondosa* на Саратовском водохранилище стал обычным видом.

Республика Марий Эл: впервые собран в 1985 г. в пос. Пемба (Абрамов, 1989); в 1989 г. обнаружен на нескольких островах в верховьях Куйбышевского водохранилища (Папченко, Шпак, 1992). Уже через 10 лет после первой находки *B. frondosa* указывался как вид, нередкий в республике, встречающийся по берегам рек и обочинам дорог (Абрамов, 1995). По мнению Н. В. Абрамова, этот вид, по-видимому, еще раньше распространился в области, но оставался незамеченным.

Воронежская обл.: впервые указывался для области в 1986 г. по правому берегу р. Дон близ с. Белогорье (Тихомиров, 1987), однако в Гербарии БИН РАН (LE) хранится гербарный образец *B. frondosa*, собранный Е. В. Печенюк в 1985 г. в Хопёрском государственном заповеднике, в 20 км к северо-востоку от г. Новохопёрска, по берегу р. Хопёр. Позднее появились сведения о натурализации *B. frondosa* в г. Воронеже, где он произрастает совместно с *B. tripartita* по берегу водохранилища и затененным палисадникам (Григорьевская, 1998). По-видимому, в настоящее время вид распространен в области значительно шире.

Калужская обл.: впервые обнаружен в 1987 г. (сборы В. Д. Бочкина, МНА; Игнатов, 1988), в 1989 г. собран по левому берегу р. Оки близ с. Перемышль, на насыпи автодороги (Майоров и др., 1993). В настоящее время часто встречается по отмелям, сырым понижениям и берегам стариц в пойме р. Оки, местами в массе (данные Н. М. Решетниковой), обычен в районе г. Калуга (данные С. Р. Майорова).

Липецкая обл.: впервые обнаружен в г. Липецке в 1987 г., позднее найден и в других пунктах области (Александрова, Казакова и др., 1996). В настоящее время натурализовался и широко распространился в области (Губанов и др., 2004).

Ивановская обл.: впервые обнаружен в 1988 г. М. П. Шиловым в г. Плесе (Шилов, 1989), но, по мнению Е. А. Борисовой (1998), вероятно, появился в области гораздо раньше, но просматривался. В 1990-х годах вид был отмечен на всем протяжении р. Волги в пределах области, где он успешно натурализовался (Борисова, 1998). В 2000 г. был отмечен по берегам некоторых озер в Клязьминском боброво-выхухолевом заказнике (Южский р-н) и по берегу оз. Вазель в г. Юже. В 2003 г. несколько растений было обнаружено на обочине окружной дороги в г. Иванове (данные Е. А. Борисовой).

Тульская обл.: впервые обнаружен в 1989 г. при обследовании водоемов Тульской обл., которое проводили А. В. Щербаков и И. С. Шереметьева (личн. сообщ. Л. В. Хорун). Причем, *B. frondosa* был найден только по крупным рекам (Ока, Упа, Красивая Меча), обширные заросли отмечались в пойменных ивняках по р. Оке (Щербаков, 1999), а в остальных местах были встречены лишь единичные экземпляры (Хорун, Шереметьева, Щербаков, 1995). На рудеральных местообитаниях к началу 1990-х годов череда олиственная была отмечена только в г. Туле. В настоящее время *B. frondosa* — обычный прибрежный вид (в том числе на мелких реках, вдалеке от жилья); на вторичных местообитаниях череда олиственная отмечена во всех районах области (данные Л. В. Хорун).

Нижегородская обл.: впервые обнаружен в 1990 г. в устье р. Клязьма, на береговых обнажениях (Папченков, Лисицына, 1993), а также в г. Нижний Новгород, на набережной (Папченков, 1993). По-видимому, в настоящее время вид натурализовался в области.

Чувашия: впервые собран в 1990 г. в речном порту г. Чебоксары (Папченков, 1993). В настоящее время *B. frondosa* на Чебоксарском водохранилище достаточно обычен (Папченков, 2003а).

Мордовия: впервые обнаружен в 1990 г. по левому берегу р. Суры, в 1 км ниже п/л «Зеленая поляна»; в 1991 г. найден также в Ардатовском р-не, по правому берегу р. Алатырь и в с. Редкодубье (Майоров, 1992). В настоящее время вид натурализовался в республике.

Костромская обл.: впервые обнаружен в 1991 г. на Костромском расширении Горьковского водохранилища (Папченков, Лисицына, 1992). По данным В. Г. Папченкова (2003а), в настоящее время *B. frondosa* на Горьковском водохранилище стал массовым видом.

Ярославская обл.: впервые обнаружен в 1991 г. на Горьковском водохранилище, на мелководье в районе о-ва Сеземский (Папченков, Лисицына, 1992); в 1999 г. это растение было найдено М. А. Борисовой (гербарные материалы IBIW) в г. Угличе у плотины Угличской ГЭС (Папченков, 2003а). По данным В. Г. Папченкова, в настоящее время *B. frondosa* на водохранилищах Волги стал массовым видом.

Ульяновская обл.: впервые собран Н. С. Раковым в 1991 г. в Чердаклинском р-не, на Куйбышевском водохранилище по берегу р. Волга, близ с. Архангельское (Масленников, Раков, 1992; Благовещенский, Шустов, 1994). Через 10 лет, в 2002 г., *B. frondosa* был отмечен уже на юге Ульяновской обл.: по берегу небольшой речушки (приток р. Терешки), в Старокулаткинском р-не (Раков, 2003), где входил в состав прибрежной растительности. По данным В. Г. Папченкова (2003а), в настоящее время *B. frondosa* на Куйбышевском водохранилище стал массовым видом.

Удмуртия: известен только из г. Ижевска, где впервые был найден А. Н. Пузыревым в 1991 г. близ хлебоприемного пункта, позднее отмечен возле ж.-д. станции «Ижевск», ТОО «Удмуртрыба», а также во дворе плодовощебазы (Баранова, Ильминских и др., 1992; Ильминских, Баранова, Пузырев, 1998). В настоящее время натурализовался в г. Ижевске и распространяется по нарушенным местообитаниям (личн. сообщ. О. Г. Барвновой).

Тверская обл.: впервые обнаружен в 1995 г. на Иваньковском водохранилище в прибрежных ивняках; в 1998 г. в верхней части Угличского водохранилища, на мелководьях и отмелях (Папченков, Гарин, 2000). Интенсивно распространяется на всех водохранилищах р. Волги, кроме Рыбинского, внедряется в естественные ценозы и нередко замещает *B. tripartita*. На Угличском водохранилище отмечены также гибриды *B. frondosa* × *B. tripartita* (= *B.* × *garumnae* Jeanjen et Debray) и *B. frondosa* × *B. radiata* (Папченков, Гарин, 2000).

Орловская обл.: еще в 1997 г. этот вид не указывался для Орловской обл. (Еленевский, Радыгина, 1997). Впервые обнаружен в1998 г. М. Н. Абадоновой в Болховском р-не, на заболоченном берегу ручья (личн. сообщ. М. Абадоновой). В 2000 г. найден в г. Орле (данные В. И. Радыгиной). В настоящее время, по-видимому, натурализовался и распространяется в области, в г. Орле известен из многих местонахождений.

Тамбовская обл.: впервые обнаружен в 1998 г. А. П. Сухоруковым в Кирсановском р-не, на берегу озера (MW). Однако к этому времени он уже успел натурализоваться и широко распространиться в Тамбовской обл. (личн. сообщ. А. П. Сухорукова).

Пензенская обл.: впервые обнаружен в 1998 г. (Васюков, 1999), однако, по-видимому, был занесен в область гораздо раньше. В настоящее время *B. frondosa* нередко встречается в области по ж.-д. путям, реже в населенных пунктах, по берегам водоемов и водотоков (Васюков, 2004).

Владимирская обл.: еще в 1987 г. вид не указывался для Владимирской обл. (Определитель..., 1987). Впервые обнаружен в 1999 г. А. П. Серегиным (личн. сообщ.), однако, по-видимому, был занесен в область гораздо раньше. В настоящее время *B. frondosa* натурализовался и встречается нередко (Серегин, 2003), в основном в долинах крупных рек (Клязьма, Ока, Судогда, Нерль, Бужа) и на прилегающих территориях.

Смоленская обл.: впервые обнаружен в национальном парке «Смоленское Поозерье» в 2000—2001 гг. (Решетникова, 2002). Однако, по мнению Н. М. Решетниковой, гораздо раньше проник на территорию области. В настоящее время широко распространился и натурализовался.

Курская обл.: в настоящее время широко распространился в области, натурализовался и известен из всех районов (Прудников, Полуянов, 1996).

Ленинградская обл.: впервые обнаружен автором в 2004 г. на о-ве Котлин в г. Кронштадт (LE).

III. Запад:

Украина: впервые обнаружен А. Е. Бобровым и В. Н. Сипливинским в 1968 г. в устье р. Днестра в Одесской обл., в с. Маяки (LE), однако этот гербарный образец только в 1998 г. был определен А. О. Хааре. Именно поэтому первым указанием для Украины вплоть до настоящего времени считался 1970 г., когда этот вид был обнаружен в окрестностях городов Канев и Киев на берегу Днепра (Корнась, 1971; Бортняк, 1976; Протопопова, 1973). В 1972 г. был найден в Закарпатской обл. в г. Мукачево, на правом берегу р. Латорица (Хртек, Шоуркова, 1977). В настоящее время *B. frondosa* широко распространился на Украине, где спорадически встречается в бассейнах круппых рек (Доброчаева, Котов и др., 1999).

Молдавия: в настоящее время вид нередок по берегам водоемов и на пустырях (Васильева, Коваленко, 2003).

IV. Восток:

Россия.

Волгоградская обл.: впервые обнаружен в 1973 г. на Волгоградском водохранилище, в заливе Меловой овраг (Лисицына, Артеменко, 1990); в 1977 г. собран на одном из волжских островов близ г. Волгограда (Скворцов, 1982). На водохранилищах р. Волги в настоящее время *B. frondosa* натурализовался и широко распространился (Панченков, 2003а).

Ростовская обл.: уже в конце 1980-х годов вид указывался как нередкий в низовьях р. Дона, где был отмечен в составе плавнево-литоральных комплексов (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Помимо типовой разновидности, в окр. г. Новошахтинска обнаружена *B. frondosa* var. *anomala* (RV; личн. сообщ. В. В. Федяевой). По наблюдениям Ю. К. Виноградовой (2003), *B. frondosa* натурализовался и широко распространился в Ростовской обл., местами вытеснив аборигенные виды череды из ценозов. Вид расселяется в основном по долинам крупных рек Дон и Северный Донец (личн. сообщ. В. В. Федяевой).

Астраханская обл.: в 2002 г. отмечен во всех районах Нижней Волги, где встречается по берегам водоемов и оросительных канав, на заболоченных и сырых лугах (Голуб, Лактионов и др., 2002). По-видимому, занесен в Астраханскую обл. в конце 1970-х и начале 1980-х годов. В настоящее время широко распространился и натурализовался.

Татарстан: впервые обнаружен в 1989 г. на островах в верховьях Куйбышевского водохранилища (Папченков, Шпак, 1992), а также в г. Казань, на ж.-д. путях (Папченков, 1993). Активно распространяющийся в Татарстане вид (Бакин и др., 2000).

Казахстан: известен только из окр. Джаныбека, где впервые был обнаружен в 2001 г. А. П. Сухоруковым (Suchorukow, 2003). Однако в последующие годы *B. frondosa* в данном местонахождении обнаружен не был (личн. сообщ. А. П. Сухорукова).

V. Кавказ:

Впервые обнаружен в 1987 г. М. С. Игнатовым на отрезке железной дороги между Гаграми и пос. Гантиади в Абхазии, где встречался в изобилии и, по-видимому, был занесен туда не позднее конца 1970-х—начала 1980-х годов (Игнатов, 1988). В 1989 г. вид найден в Аджарии (МНА), в 1995 г. — во Владикавказе, близ ж.-д. станции, а в 2000 г. — на путях ж.-д. ст. Беслан, в 16 км севернее Владикавказа (Комжа, 2004).

В Краснодарском крае впервые вид был собран в 1991 г. близ г. Майкоп (между городами Майкоп и Белореченск), в Краснодаре (Цвелёв, Бочкин, 1992; Комжа, 2004); в 1994 г. — в окр. Геленджика (Комжа, 2004), а также вблизи городов Туапсе и Новороссийска (Зернов, 2000). Еще в 1991 г. Н. Н. Цвелёв и В. Д. Бочкин (1992) отмечали, что в Краснодарском крае (по берегам Старой Кубани на территории городского парка в г. Краснодаре) *B. frondosa* вполне натурализовался. А. С. Зернов (2000, 2002) указывает *B. frondosa* как нередкий в Туапсинском и Новороссийском районах северо-западного Закавказья вид, активно внедряющийся в естественные ценозы по берегам рек и водоемов и имеющий тенденцию быстро распространяться. В настоящее время *B. frondosa* быстро расселяется и успешно натурализуется на Кавказе. На северо-западном Кавказе этот вид встречается уже чаще аборигенного *B. tripartita* (Зернов, 2003).

Возможно, *B. frondosa* распространен в Восточной Европе и на Кавказе еще шире, чем дают представления об этом гербарные сборы и публикации. Отчасти это связано с еще недостаточной изученностью флоры ряда регионов Восточной Европы, а отчасти с тем, что вид часто ускользает от внимания исследователей, поскольку по своему габитусу отдаленно напоминает широко распространенный вид — *B. tripartita* и нередко не гербаризируется ботаниками.

Безусловно, следует ожидать дальнейшего расширения ареала этого очень активного вида, о чем свидетельствуют многочисленные, особенно в последние годы, сообщения о его новых местонахождениях в разных регионах Восточной Европы, на Кавказе и в Азии.

За полвека со времени первой находки вида в Восточной Европе *B. frondosa* широко распространился на Украине, в Белоруссии и Молдавии, стал нередким видом на юге и в средней полосе России, полностью натурализовался и занял все подходящие экологические ниши.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные о распространении *B. frondosa* в Восточной Европе и на Кавказе свидетельствуют о том, что вид расселяется главным образом по долинам рек и железным дорогам, а также заносится в морские порты. При этом агестохория, т. е. распространение средствами транспорта (железнодорожным, речным, морским), имеет первостепенное значение при распространении вида на дальние расстояния. Именно посредством агестохории *B. frondosa* впервые проник в Восточную Европу: впервые этот вид был обнаружен вдоль железной дороги в г. Бресте. В ряде областей и республик Европейской России (например, в Московской, Пензенской областях, Удмуртии, Татарстане), а также на Кавказе череда облиственная впервые была отмечена вблизи ж.-д. станций. Появление *B. frondosa* в городах Таллинн и Лиепая, по-видимому, связано с морским транспортом.

Большинство же местонахождений *B. frondosa*, как видно из рис. 3, тяготеет к системам крупных рек и их притоков (Волги, Дона, Днепра, Днестра, Оки, Клязьмы, Вятки, Десны, Кубани, Северского Донца и др.), по которым вид распространяется как с речным транспортом (обнаружен во многих речных портах), так и характерными для большинства видов рода *Bidens* способами (эпизоохорией, эндозоохорией, синзоохорией и гидрохорией).

Особенно активно *B. frondosa* распространяется в бассейне р. Волги, куда он проник в середине 1960-х—начале 1970-х годов (Киров, Волгоград, Саратов и др.) и уже в 1980—1990-х годах отмечался на Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском, Иваньковском и Угличском водохранилищах и на прилегающих к ним территориях, распространяясь как вверх, так и вниз по р. Волге и ее притокам (Папченков, 2003а).

Анализируя распространение *B. frondosa* в Волжском бассейне, В. Г. Папченков отметил, что этот вид к 1990 г. добрался снизу вверх по р. Волге до входа в Костромское расширение Горьковского водохранилища (57° 47′ с. ш.) и выше в последующие 12 лет не поднимался. В 2002 г. один экземпляр *B. frondosa* был обнаружен у переправы возле г. Мышкин, т. е. вид проник в верхнюю часть Волжского плеса Рыбинского водохранилища и вплотную подошел к 58-й широте, но не пересек ее (Панченков, 2003б). Вслед за Н. Н. Цвелёвым и В. Д. Бочкиным (1992) В. Г. Папченков считает, что дальнейшее продвижение *B. frondosa* на север сдерживается климатическими факторами. Однако обнаружение *B. frondosa* на о-ве Котлин (60°00′ с. ш.) свидетельствует о том, что вид обладает потенциальной возможностью расширения своего ареала и в северном направлении. Более того, несмотря на то что *B. frondosa* не приводится для Северной Европы в современных флористических сводках (Den Nordiska..., 1995; Kurtto, 1998), этот вид известен из ряда местонахождений в Финляндии: в 1945 г *B. frondosa* впервые был обнаружен в провинции Ostrobottnia australis (H; Suominen, 1979), в 1980—1983 гг. был найден также в провинциях Tavastia australis (H) и Nylandia (H; Kurtto, 1982).

Следует отметить, что *B. frondosa* стремительно распространяется не только в Европе и на Кавказе, но и расширяет свою азиатскую часть ареала. В Средней Азии *B. frondosa* известен пока только из г. Ташкента, где он впервые был обнаружен в 1990 г. на сырых луговинах, примыкающих к арыкам на окраине города (Алексеев, 1991). В Восточной Азии *B. frondosa* в качестве заносного вида уже давно известен из Японии (Flora of Japan, 1995), юго-восточных районов Китая и российского Дальнего Востока (Воробьев, 1954; Мельникова, 1985; Игнатов, 1988). На Дальнем Востоке в настоящее время *B. frondosa* широко распространился в Приморском и Хабаровском краях (Баркалов, 1992; Чубарь, 2002; Шлотгауэр и др., 2001); встречается также на Южных Курилах, совсем недавно обнаружен в Еврейской автономной области (Среднее Приамурье) (Рубцова и др., 2003).

Все эти факты свидетельствуют о том, что со временем *B. frondosa* будет иметь такой же обширный ареал в Евразии, как и некоторые другие североамериканские представители, например *Elodea canadensis* Michx. и *Epilobium adenocaulon* Hausskn, в настоящее время распространившиеся но всей Голарктике.

Благодарности

Я искренне признательна А. П. Серегину, А. П. Сухорукову, Л. В. Хорун, В. И. Радыгиной, Л. Л. Киселевой, Н. Н. Панасенко, О. Г. Барановой, В. М. Васюкову, Н. М. Решетниковой, Е. А. Борисовой, В. В. Федяевой за информацию о распространении *B. frondosa* в ряде областей европейской части России, а также R. Lampinen (Хельсинский университет) за предоставленные сведения из базы данных Гербария Хельсинского университета (H).

Особую благодарность хочется выразить администрации г. Кронштадта, в первую очередь С. Л. Юфереву, а также В. И. Иванову и С. В. Колеватых за всестороннее содействие при проведении флористических исследований на о-ве Котлин в 2002—2004 гг.

Работа выполнена при финансовой поддержке Комитета по науке и высшей школе Санкт-Петербурга (грант PD04-1.4-30). Финансирование полевых исследований на о-ве Котлин осуществлялось также по гранту президента Российской Федерации на поддержку ведущих научных школ (проект НШ-2198.2003.4) и гранту Российского фонда фундаментальных исследований (№ 05-04-49658-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Абрамов Н. В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1995. 192 с.

Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С. и др. Флора Липецкой области. М., 1996. 376 с.

Алексеев Ю. Е. Дополнение к флоре Средней Азии и Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 115—116.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников В. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии / Под ред. В. В. Туганаева. Ижевск, 1992. 141 с.

Баркалов В. Ю. Род Череда — *Bidens* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевич. СПб., 1992. Т. 6. С. 30—36.

Благовещенский В. В., Шустов Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Борисова Е. А. История изучения адвентивной флоры Ивановской области // Краеведческие записки. Иваново, 1998. Вып. 3. С. 262—265.

Бортняк М. М. Нотатки про адвентивну флору Київскоі області // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 6. С. 619—622.

Васильева Т. В., Коваленко С. Г. Конспект флоры Південної Бессарабії. Одеса, 2003. 250 с.

Васюков В. М. Конспект флоры сосудистых растений заповедника «Приволжская лесостепь» // Тр. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 47—80.

Васюков В. М. Растения Пензенской области (конспект флоры). Пенза, 2004. 184 с.

Виноградова Ю. К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. научной конф. Тула, 2003. С. 31—33.

Воробьев Д. П. К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае // Комаровские чтения. Т. 4. Владивосток, 1954. С. 3—22.

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений // Ботаника (исследования). Вып. 21. Минск, 1979. С. 62—74.

Голуб В. Б., Лактионов А. П., Бармин А. Н., Пилипенко В. Н. Конспект флоры сосудистых растений долины Нижней Волги. Тольятти, 2002. 509 с.

Горбик В. П., Гусак Ш. Флора верхньої частини Київського водосховища // Укр. бот. журн. 1983. Т. 40. № 5. С. 25—27.

Григорьевская А. Я. Новые и редкие растения для Центральночерноземного района России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 128—131.

Гуджинскас З., Кулль Т., Табака Л. *Bidens* L. — Череда // Флора Балтийских республик. Сводка сосудистых растений / Под ред. В. Кууск, Л. Табака, Р. Янкявиче. Тарту, 2003. Т. 3. С. 185—186.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М., 2004. 520 с.

Губарева И. Ю., Дедков В. П., Напреенко М. Г., Петрова Н. Г., Соколов А. А. Конспект сосудистых растений Калининградской области: Справочное пособие / Под ред. В. П. Дедкова. Калининград, 1999. 107 с.

Гусев Ю. Д. Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 249—255.

Гущина Е. Г., Казакова М. В., Васильев С. П. Дополнение к флоре Рязанской области // Биологические науки. 1990. № 1. С. 97—101.

Доброчаева Д. Н., Котов М. И., Прокудин Ю. Н. и др. Определитель высших растений Украины. 1999. Киев, 2-е изд. стереот. 548 с.

Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья. Киев, 1989. 272 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель растений Орловской области. Орел, 1997. 208 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Зернов А. С. Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. М., 2002. 283 с.

Зернов А. С. Об адвентивной флоре Северо-Западного Кавказа // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Матер. науч. конф. Тула, 2003. С. 44—45.

Игнатов М. С. Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 113—115.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Бочкин В. Д. О натурализации адвентивных видов в Московской области // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 438—442.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Ильминских Н. Г., Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск, 1998. С. 81—169.

Казакова М. В. Флора Рязанской области. Рязань, 2004. 388 с.

Комжа А. Л. Новые адвентивные виды Центрального и Восточного Кавказа // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 121—125.

Корнась Я. О находке *Bidens melanocarpus* Wiegand в Бресте // Бот. матер. Гербария Ботан. ин-та. 1960. Т. 20. С. 337—339.

Корнась Я. Сучасні антропогенні зміни у флорі Польші // Укр. бот. журн. 1971. Т. 28. № 2. С. 167—173.

Котов М. И. Изменения во флоре г. Киева и его окрестностей за последние 200 лет // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 53—57.

Лисицына Л. И., Артеменко В. И. Bidens frondosa L. (*Compositae*) — новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 110—111.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Род *Bidens* L. — Череда / Флора водоемов Волжского бассейна (определитель цветковых растений). СПб., 1993. С. 199—201.

Майоров С. Р. Дополнения к адвентивной флоре Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 118—121.

Майоров С. Р., Волоснова Л. Ф., Дараган Е. А. Новые флористические находки в Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 118—122.

Макаров В. В., Игнатов М. С. К адвентивной флоре Москвы // Бюл. ГБС. 1983. Вып. 127. С. 38—42.

Масленников А. В., Раков Н. С. Новые и редкие виды флоры Ульяновской области // Биол. науки. 1992. № 8. С. 46—52.

Мельникова А. Б. Новые и редкие для Амурской области виды из Большехехцирского государственного заповедника // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 541—544.

Мосякин С. Л. Знахідка нового для флори СРСР виду *Bidens connata* Muehl. ex Willd. на Київському Поліссі // Укр. ботан. журн. 1988а. Т. 45. № 2. С. 72—74.

Мосякин С. Л. Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988б. Т. 45. № 6. С. 63—64.

Определитель высших растений Беларуси / Под ред. В. И. Парфенова, 1999. 472 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1987. Ч. 2. 224 с.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Изд. 2-е. М., 1995. 559 с.

Панасенко Н. Н. Адвентивный элемент флоры крупного и малого города // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. научной конф. Тула, 2003. С. 77—79.

Папченков В. Г. О новых и редких формах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.

Папченков В. Г. Макрофиты-вселенцы в водоемах и водотоках Волги / Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003а. С. 98—104.

Папченков В. Г. Растения — вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. Тула, 2003б. С. 79—81.

Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97—101.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 87.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.

Протопопова В. В. Адвентивні рослини лісостепу і степу України / Київ, 1973. 192 с.

Прудников Н. А., Полуянов А. В. Сосудистые растения Курской области (папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, цветковые). Курск, 1996. 70 с.

Раков Н. С. Адвентивные и синантропные растения во флоре Ульяновской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. Тула, 2003. С. 85—86.

Решетникова Н. М. Сосудистые растения национального парка «Смоленское Поозерье» // Флора и фауна национальных парков. 2002. Вып. 2. 93 с.

Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М. Новые для флоры Еарейской автономной области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 123—127.

Серегин А. П. Опыт оценки частоты встречаемости травянистых адвентивных видов во Владимирской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. (Тула, 2003). М., 2003. С. 91—92.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III // Бюл. ГБС. 1982. Вып. 124. С. 43—48.

Скворцов А. К., Булохов А. Д., Величкин Э. М., Алексеев Ю. Е., Макаров В. В. Материалы к флоре Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 3. С. 104—109.

Сухоруков А. П., Березуцкий М. А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 53—58.

Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига, 1988. 195 с.

Тарасова Е. М. Новые и редкие для г. Кирова и Кировской области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 2. С. 114.

Тарасова Е. М. Мониторинг адвентивной флоры Кировской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. Тула, 2003б. С. 94—95.

Тихомиров В. Н. Новые материалы к флоре Воронежской области // Биол. науки. 1987. № 6. С. 74—78.

Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелёва. М.; СПб., 2004. Т. 11. 536 с.

Хорун Л. В., Шереметьева И. С., Щербаков А. В. Некоторые новые данные о распространении адвентивных растений в Тульской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 5. С. 90—93.

Хртек И., Шоуркова М. Дополнения к флоре западных областей Украинской ССР // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 90—92.

Шилов М. П. Местная флора. Иваново, 1989. 96 с.

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 104.

Чубарь Е. А. Дополнение к флоре островов Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 162—164.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток, Хабаровск, 2001. 195 с.

Щербаков А. В. Атлас флоры водоемов Тульской области. М., 1999. 44 с.

Crowe D. R., Parker W. H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in northwestern Ontario // Taxon. 1981. Vol. 30. N 4. P. 749—760.

Den Nordiska Floran / B. Mossberg, L. Stenberg, S. Ericsson. Femte tryckningen. Turnhout, Belgien, 1995. 696 s.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 1918. Bd VI (1). S. 515—523.

Hejný S. Zdomácnění dvouzubce listnatého (*Bidens frondosa* L.) v. ČSR. ČS. Bot. Listy, I, 4—5. Praha, 1948. S. 56—63.

Hejný S., Lhotská M. Zu der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in die Teichgebiete der Tschechoslowakei // Preslia. 1964. Vol. 36. S. 416—421.

Flora of Japan / K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D. E. Boufford, H. Ohba (editors). 1995. P. 29—31.

Köck U.-V. Ökologische Aspecte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L.? // Flora. 1988. Bd 180. N 3—4. P. 177—190.

Kroker A. J. Flora Silesiaca. Vol. 2. Part 2. 1790. P. 1—522.

Kurtto A. Auringonkukansiementulokkaita Helsingissä 1980 // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1982. Vol. 58. N 1. P. 7—15.

Kurtto A. Bidens L. / Retkeilykasvio (Foeld Flora of Finland), Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P. (eds). Ed. 4. Helsinki, 1998, S. 417—418.

Lhotská M. Bidens frondosa L. var. *anomala* Port. ex Fern. v českých zemích // Preslia. 1965. Vol. 37 (2). S. 218—219.

Lhotská M. Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* L. in Europa // Folia Geobot. Phytotax. 1966. Vol. 1. S. 186—189.

Lhotská M. Bidens frondosa L. — Eine Neue Art für Ungarn // Bot. Közlem. 55. kötet 3. 1968a. S. 169—172.

Lhotská M. Die Gattung *Bidens* L. in der Tschechoslowakei // Folia Geobot. Phytotax. 1968b. Vol. 3. N 1. S. 65—98.

Lhotská M. Karpobiologie und Karpologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens* // Rozpravy ČSAV. 1968c. Vol. 78. N 10. 85 s.

Morariu I. Bidens vulgata Greene, specie nou in flora României // St. Si Cerc. Biol. Seria Botanica. 1966. T. 8. N 4. P. 303—305.

Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. Catalogue of alien plants of the Czech Republic // Preslia. 2002. Vol. 97. P. 97—186.

Sherff E. E. The Genus *Bidens* // Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser. (Chicago). 1937. Vol. 16. N 1. 346 p.

Schumacher A. Die fremden *Bidens*-arten in Mittelenropa // Fedde's Repertorium, Beih. 1942. Bd. 131. P. 42—93.

Suchorukow A. P. Floristische Beiträge zur Flora von Kasachstan // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2002/2003. Bd 104 B. S. 705—711.

Suominen J. The grain immigrant frora of Finland // Acta Bot. Fennica. 1979. Vol. 111. P. 1—108.

Tatić B., Żukowski W. Bidens vulgata Greene in Yugoslavia // Glasnik Inst. botaniku I Bot. bašte Univerz. Beogradu. 1973. N. 8. Nov. ser., 1—4. P. 125—128.

Thellung A. La Flore adventice de Montpellier // Mem. Soc. nat. des. Sc. nat. et math. de Cherbourg. 1912. 38. P. 57—728.

Trzcińska H. Badania nad zasiegami roślin synantropijnych. 1. *Bidens melanocarpus* Wieg. w Polsce // Fragm. Flor. Geobotan. Ann. 7. 1961. S. 161—168.

Tutin T. G. Bidens L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 139—140.

Vicol E. C. Bidens frondosus L. in flora României // St. Si Cerc. Biol. Seria Botanica. 1970. T. 22. N 4. P. 297—301.

SUMMARY

Bidens frondosa L., an adventive species of North-American origin, is found for the first time in the North-West Russia on Kotlin Island (Kronshtadt). The basic distinctions of this species from other closely related species of the genus *Bidens* L. (*B. vulgata* Greene and *B. tripartita* L.) are given (fig. 1). A sketch of the history of *B. frondosa* spreading in the East Europe and on the adjacent areas is given on the base of literature and private information as well as herbarium specimens. The map, showing the dynamics of the distribution of *B. frondosa* in the East Europe is represented (fig. 3). The map and analysis of the data on the distribution of *B. frondosa* in the East Europe and adjacent areas furnishes evidence that this species spreads upstream and downstream the rivers and their tributaries as well as along railways. Agestochory plays the most important role in the distribution of *B. frondosa* at long distances. Zoochory and hydrochory are other effective dissemination ways of *B. frondosa*. The main factors facilitating wide spreading of this invasive species in many regions of the East Europe are discussed.

УДК 581.9 : 553.7.031 (571.65)   Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© О. А. Мочалова

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БЕРЕНДЖИНСКИХ ТЕРМАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ (СЕВЕРНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ)

O. A. MOCHALOVA. THE FLORA AND VEGETATION OF THE BERENDZHYNSKIE THERMAL SPRINGS (NORTHERN COAST OF THE SEA OF OKHOTSK)

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: mochalova@ibpn.kolyma.ru

Поступила 18.02.2004
Окончательный вариант получен 24.02.2005

Впервые выявлена и охарактеризована парциальная флора Беренджинских термальных источников (северное побережье Охотского моря, зал. Шельтинга, 59°24′ с. ш., 148°06′ в. д.), насчитывающая 71 вид сосудистых растений. Кратко описан растительный покров, приведена гидрологическая характеристика источников. Сообщается о находке *Platanthera ditmariana* — нового вида для флоры Магаданской обл.

Ключевые слова: сосудистые растения, термальные источники, флористические находки, Магаданская обл.

Исследования фитоценозов термальных источников на Дальнем Востоке проводились в основном на Камчатке и Чукотке. Было показано, что влияние источников на растительность проявляется на небольших по площади территориях, окружающих выходы термальных вод. В районах с ограниченной теплообеспеченностью влияние терм особенно заметно. Вокруг горячих ключей формируются своеобразные термальные урочища, характеризующиеся специфическим микроклиматом и повышенными температурами почв. На видовое разнообразие растений влияют также различный химизм термальных вод и нередко сопутствующие источникам выбросы пара и газа (Юрцев, 1981; Манько, Сидельников, 1989; Якубов, 1996; Чернягина, 2000). В различных зональных условиях значение терм как фактора, влияющего на растительность, неодинаково. Термальные источники Камчатки, температура которых около 40 °С, по мнению В. Л. Комарова (1940), достаточно слабо влияют на состав растений по их берегам. Многие исследователи отмечают специфичность фитоценозов термальных местообитаний и зависимость распределения растительных группировок от расстояния до выходов термальных вод. Для растительного покрова термальных полей характерна микропоясность, обусловленная не только температурным режимом и степенью увлажнения почв, химизмом термальных вод, но и многими другими факторами (Липшиц, 1936; Рассохина, Чернягина, 1982; Нешатаева, 2002).

На северном побережье Охотского моря выделяют 2 группы термальных и минеральных источников: залива Шелихова (Наяханские, Таватумские и др.) и Охотские (Беренджинские, Мотыклейские, Тальские) (рис. 1). Они характеризуются инфильтрационным типом вод и включены в провинцию азотных термоминеральных вод (Зеленкевич, 1970). По расположению относительно современного морского побережья Беренджинские и Мотыклейские источники отнесены В. Г. Гольдтманом (1967) к типу береговых источников, выходы которых тяготеют к морскому берегу и обладают высокой минерализацией. По соотношению основных компонентов воды береговые источники слабо отличаются от морской воды, являясь продуктом смешения морских вод с инфильтрационными во-

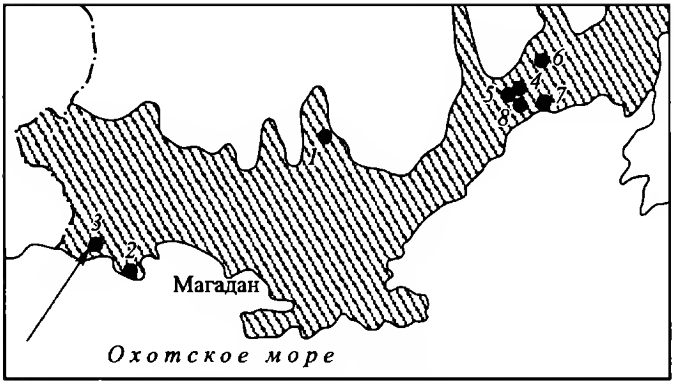


Рис. 1. Карта распространения термоминеральных источников на северном побережье Охотского моря (Зеленкевич, 1970).

Термоминеральные источники: *1* — Тальский, *2* — Мотыклейский, *3* — Беренджинский, *4* — Березовый, *5* — Хиим, *6* — Наяханский, *7* — Таватумский, *8* — Широкий. Штриховкой показана зона распространения образований Охотско-Чукотского вулканогенного пояса.

дами поверхностного генезиса, нагретыми на большой глубине (Гольдтман, 1967).

Беренджинские источники (59°24′ с. ш., 148°06′ в. д.) расположены в среднем течении р. Беренджи, имеющей протяженность около 7 км и впадающей в зал. Шельтинга. Бассейн реки сложен гранодиоритами, мощность аллювиальных отложений в приустьевой части не превышает 3—4 м, водосборная площадь 35—40 км^2. Термальные выходы располагаются в пойменной части долины на участке 150 × × 100 м^2 на высоте 40—45 м над ур. м. Термальные площадки сложены аллювиальными песчано-галечными грунтами и возвышаются над меженным уровнем речки на 0.5—1.5 м. Выходы термальной воды (рис. 2) наблюдаются в различных местах русла речки (№ *9*—*13*), на ее правой террасе (№ *1*, *2*, *6*—*8*) и в крутом обрыве этой террасы (№ *3*—*5*). Наиболее хорошо выраженный выход термальной воды (№ *1*) с температурой около 30 °С расположен в 50 м от русла речки на террасе, он дает начало небольшому ручью (с расходом воды около 1 л/сут). У подножья террасы на участке протяженностью 10—12 м расположены три грифона (№ *6*—*8*) с температурой воды 26—35 °С (Калабин, 1959). По данным П. А. Сопина, обследовавшего Беренджинские источники в 1945 г. (Сопин, 1946; Суворова, 1972), их pH — 6.7, формула химического состава воды $M_{1/5}Cl\ 97/(Na + K)\ 55Ca\ 44$ (% экв), сухой остаток составляет 2.65 г/л, жесткость воды — 46 мг/л. Температура воды в источниках +18 + 35 °С, дебит источника в условиях естественной разгрузки — 69 л/с. Воды Беренджинских источников однотипны по составу с водами расположенных в 35 км Мотыклейских источников, минерализация которых несколько выше, и относятся к типу хлоридно-кальциево-натриевых (содержание основных элементов — Ca^+ — 383 мг/л, Na^+ — 518, Cl^- — 1480 мг/л) (Калабин, 1959).

Сведения о флоре и растительности термальных источников Охотского побережья отрывочны. Наиболее известны Мотыклейские источники (59°25′ с. ш., 148°40′ в. д., зал. Мотыклейский), неоднократно посещавшиеся ботаниками, но до сих пор нет полного опубликованного списка видов. Некоторые сведения о растениях, произрастающих в окрестностях этих источников, в первую очередь о редких видах, приводятся А. П. Хохряковым (1979, 1989) и А. Н. Беркутенко (1987). Так, *Myrica tomentosa* (DC.) Aschers. et Graebn., в массе произрастающая по междуречьям рек Улукан, Мотыклейка, Маллер на побережье Мотыклейского залива, но

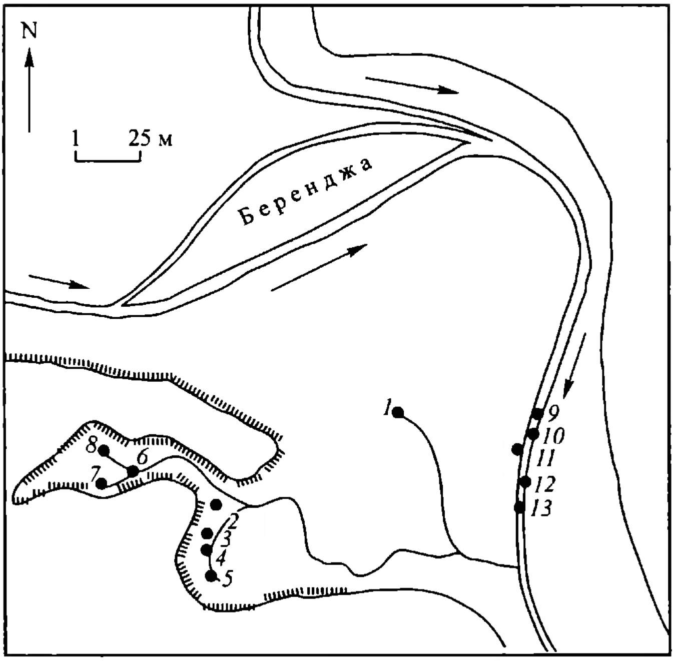


Рис. 2. Картосхема выходов термальных вод на Беренджинских источниках (составлена на основании схемы П. Л. Сопина (1946)).

1—13 — места русла р. Беренджи.

не встречающаяся на термальных площадках, нигде в области, кроме данного района не найдена. *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub, *Botrychium robustum* (Rupr.) Underw., *Streptopus amplexifolius* (L.) DC. известны еще из нескольких местонахождений в области.

Данные о флоре Беренджинских источников из-за их слабой известности и удаленности до настоящего времени отсутствовали. Поэтому считаем необходимым опубликовать даже предварительные материалы, полученные в результате кратковременного посещения этих источников в июле 2003 г. Беренджинские источники (по А. П. Хохрякову (1985)) расположены на территории Прибрежно-Охотского флористического района Магаданской обл. Согласно районированию, принятому в сводке по флоре Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985), рассматриваемая территория относится к Центральной части Охотского флористического района.

По долине р. Беренджи в окрестностях источников произрастают высокотравные и высокотравно-папоротниковые каменноберезняки, которые выше, на более пологих склонах сопок, сменяются разнотравно-кустарничковыми каменноберезняками и кустарничковыми, кустарничково-моховыми сообществами кедрового стланика. На плоской седловине близлежащей сопки представлены осоково-пушицевое лиственничное редколесье и кустарничковые, лишайниково-мохово-кустарничковые разреженные заросли кедрового стланика. На сопредельной территории основные площади занимают заросли кедрового и ольхового стлаников.

Основу растительного покрова Беренджинских источников формируют несколько типов березняков, разреженный древостой (сомкнутость 0.3—0.5) которых образован *Betula lanata*. Под пологом березняков растут единичные кусты *Lonicera caerulea* и *Pinus pumila*. В высокотравном каменноберезняке в 1-м ярусе полидоминантного травостоя высотой около 1.5 м преобладают *Cacalia hastata*, *Anthriscus sylvestris*, *Aruncus dioicus*. Также в составе 1-го яруса обычны *Thalictrum contortum*, *Phalaroides arundinacea*, *Athyrium filix-femina*, *Chamaenerion angustifolium*, *Trisetum sibiricum*, *Aconitum ranunculoides* s. l. Во 2-м ярусе (покрытие 20—40 %) обычны *Stellaria calycantha*, *Viola epipsiloides*, *Impatiens noli-tangere*, *Carex pallida* и низкорослый *Veratrum oxysepalum*. В высокотравно-злаковом каменноберезняке в травостое доминирует *Phalaroides arundinacea* (покрытие около 50 %). По видовому составу 1-го яруса травостоя они сходны с высокотравными березняками, а во 2-м ярусе обычны *Fritillaria camschatcensis*, *Geranium erianthum*, *Carex pallida*, *Maianthemum dilatatum*, *Moehringia lateriflora*. В высокотравно-папоротниковом каменноберезняке, расположенном в непосредственной близости от выходов термальных вод, доминирует *Athyrium filix-femina* (покрытие 40—60 %). В составе травостоя высотой более 1 м обычны *Cacalia hastata*, *Anthriscus sylvestris*, *Thalictrum contortum*, *Aconitum ranunculoides* s. l. Во 2-м ярусе (покрытие 10—20 %) отмечены *Stellaria calycantha*, *Phegopteris connectilis* и др. Отметим, что здесь под пологом каменноберезняков произрастают редкие в Прибрежно-Охотском флористическом районе *Melica nutans*, *Elymus charkeviczii*, *Circaea alpina*, *Epilobium glandulosum*.

Непосредственно в местах выхода термальных вод отмечены лужайки и несомкнутые группировки разнотравья. Около грифонов (№ *6*—*8*, рис. 2) и вдоль термального ручейка располагаются монодоминантные сообщества из *Deschampsia beringensis* (покрытие 80—90 %, высота 0.2—0.3 м). Лужайки из щучки находятся на расстоянии не более 5 м от грифонов, местами на них куртинами растет *Epilobium hornemannii*. На крутых незадернованных глинисто-мелкоземистых обрывах террасы с сочащейся термальной водой (грифоны № *3*—*5*) встречаются *Equisetum hyemale* и *Erigeron politus*.

Примерно в 100—300 м от этих термальных выходов, на ручье, где грифоны приурочены в основном к руслу, долина распадка расширяется, становится корытообразной. Днище долины занято луговыми сообществами, а высокотравные каменноберезняки произрастают на склонах и их шлейфах. На днище разнотравные луговые участки чередуются с незадернованными термальными площадками. По мелкоземистым термальным площадкам рядом с *1*-м и *2*-м грифонами растут отдельные *Tanacetum boreale*, *Potentilla stolonifera*, *Erigeron politus*, *Halenia corniculata* и *Deschampsia beringensis*. По периферии незадернованных пятен обычен бордюр из *Phalaroides arundinacea* и *Chamaenerion angustifolium* или *Festuca rubra*. В разнотравье высотой 0.3—0.5 м и с проективным покрытием 90—100 % обычны *Geum aleppicum*, *Cacalia hastata*, *Iris setosa*, *Solidago spiraeifolia*, *Trisetum sibiricum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium erianthum*, *Viola sacchalinensis* и др. Здесь впервые в Охотии была собрана *Platanthera ditmariana* (см. также ниже). Спорадически, пятнами, среди лугового разнотравья аспектируют *Geum aleppicum* или осоки *Carex sordida* и *C. pallida*, покрытие которых превышает 70 %.

В конспект парциальной флоры Беренджинских источников включены виды, произрастающие только на «термальных местообитаниях», которые вслед за О. А. Чернягиной (2000) мы рассматриваем как сформировавшиеся вокруг теплых минерализованных источников и отличающиеся от окружающих их зональных местообитаний по микроклимату, геохимическому и температурному режиму почв. Названия растений даны по С. К. Черепанову (1995). Сборы, сделанные на источниках (Ольский р-н Магаданской обл., 59°24′ с. ш., 148°06′ в. д.), хранятся в Гербарии Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (MAG).

Флора источников насчитывает 71 вид сосудистых растений, относящихся к 61 роду и 29 семействам. В списке для каждого вида по аналогии с характеристикой видов термальных источников Чукотки (Полозова, Юрцев, 1981) указывается его приуроченность (или «верность») термальным урочищам в пределах данного района: 1 — вид нередок не только вблизи термальных источников, но и среди окружающих растительных сообществ в окрестностях источников; 2 — вид отмечен только вблизи источников, среди окружающей растительности не встречен (известен только с весьма удаленных от района источников местонахождений); 3 — вид встречен только вблизи источника (специфический вид парциальной флоры); 4(g) — галофильные виды, произрастающие вблизи источников, которые обычны на приморских лугах и пляжах; 5(a) — адвентивные виды (антропофиты).

Athyrium filix-femina (L.) Roth — 1
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt — 1
Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy — 1
Equisetum fluviatile (L.) — 1
E. hyemale L. — 1
E. sylvaticum L. — 1
Lycopodium clavatum L. — 1
Pinus pumila (Pall.) Regel — 1
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert — 1
Deschampsia beringensis Hult. — 1
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin. — 1
Avenella flexuosa (L.) Drej. — 1
Vahlodea flexuosa (Honda) Ohwi — 1
Trisetum sibiricum Rupr. — 1
Melica nutans L. — 2
Poa glauca Vahl — 1
P. malacantha Kom. — 1
Festuca rubra L. — 1
Elymus charkeviczii Probat. — 2
Carex falcata Turcz. — 1
C. pallida C. A. Mey. — 1
C. sordida Heurck et Muell. Arg. — 1
Veratrum oxysepalum Turcz. — 1
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. — 1
Maianthemum dilatatum (Wood) Nels. et Macbr. — 1
Iris setosa Pall. ex Link — 1
Platanthera ditmariana Kom. — 3
Betula lanata (Regel) V. Vassil. — 1
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pousar — 1
Bistorta plumosa (Small) D. Löve — 1
B. vivipara (L.) S. F. Gray — 1
Aconogonon tripterocarpum (A. Gray) Hara — 1
Stellaria media (L.) Vill. — 5(a)
Caltha palustris L. — 1
Aconitum delphinifolium DC. — 1
A. ranunculoides Turcz. ex Ledeb. s. l. — 1
Atragene ochotensis Pall. — 1
Thalictrum contortum L. — 1
Spiraea beauverdiana Schneid. — 1
Aruncus dioicus (Walt.) Fern. — 1
Rubus arcticus L. — 1
Potentilla stolonifera Lehm. ex Ledeb. — 4(g)
Geum aleppicum Jacq. — 5(a)
Filipendula palmata (Pall.) Maxim. — 1
Rosa acicularis Lindl. — 1
Geranium erianthum DC. — 1
Impatiens noli-tangere L. — 1
Viola epipsiloides Á. et D. Löve — 1
V. sacchalinensis Boissieu — 1
Epilobium hornemannii Reichenb. — 1
E. glandulosum Lehm. — 2
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. — 1
Circaea alpina L. — 2
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. — 1
Tilingia ajanensis Regel et Til. — 1
Ligusticum scoticum L. — 4(g)
Angelica saxatilis Turcz. ex Ledeb. — 1
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn. — 1
Halenia corniculata (L.) Cornaz — 2
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray — 4(g)
Galium boreale L. — 1
Lonicera caerulea L. — 1
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd. — 1
Erigeron politus Fries — 1
Ptarmica camtschatica (Rupr. ex Heimerl) Kom. — 1
Cacalia hastata L. — 1
Stellaria calycanta (Ledeb.) Bong. — 1

Fimbripetalum radians (L.) Ikonn. — 1
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — 1
Tanacetum boreale Fisch. ex DC. — 1
Lactuca sibirica (L.) Maxim. — 1

Во флоре Беренджинских источников преобладают (60 видов) широко распространенные растения, нередкие и на близлежащих участках побережья. *Platanthera ditmariana* считаем специфичным видом парциальной флоры источников, так как в Магаданской обл. в других местообитаниях она не собиралась. Пять видов (*Elymus charkeviczii*, *Melica nutans*, *Epilobium glandulosum*, *Circaea alpina*, *Halenia corniculata*) известны только из весьма удаленных от источников районов в Северной Охотии. На луговых участках около термальных площадок, которые находятся в 4—5 км от моря, встречаются 3 галофильных вида — *Ligusticum scoticum*, *Mertensia maritima* и *Potentilla stolonifera*, обычные на приморских лугах и приморских склонах. Последний факт легко объясняется сходством химического состава термальных вод источников и морской воды, которое отмечал В. Г. Гольдтман (1967). На произрастание галофильных приморских растений в окрестностях минеральных источников на Чукотке также указывали Т. Г. Полозова и Б. А. Юрцев (1981).

Ботаники, исследовавшие камчатские термальные источники, указывают, что видовой состав термофильных растительных группировок определяется, в первую очередь, окружающей растительностью, но зависит и от температуры, и химического состава источников. Термофильная флора формируется, таким образом, из видов, встречающихся в другихместообитаниях, т. е. растений из окружающих растительных группировок, облигатных термофилов и нередко сорных растений (антропофитов) (Манько, Сидельников, 1989; Чернягина, 2000). Флора Беренджинских источников состоит из видов, обычных на сопредельных участках побережья, однако условия произрастания ряда видов на ключах отличаются от их местообитаний на североохотском побережье. К примеру, *Equisetum hyemale* произрастает на источниках на незадернованных мелкозернистых участках. Обычно же в Охотии этот хвощ встречается во 2-м ярусе травостоя долинных лесов и высокотравных лугов. Отметим, что на Камчатке в состав парциальных флор термальных источников голосеменные не включены (Чернягина, 2000), тогда как на Беренджинских источниках отдельные кусты кедрового стланика растут в 5 м от термальных площадок. Из антропофитов на источниках отмечены *Geum aleppicum* (обычно) и *Stellaria media* (редко), занос которых мог произойти и во времена поисково-разведочных гидрогеологических работ, и в более позднее время, во время редких посещений источников рыбаками. На Камчатке доля антропофитов на термальных местообитаниях достаточно высока, что объясняется более активной эксплуатацией и частыми посещениями источников.

Впервые в Магаданской обл. на источниках собрана *Platanthera ditmariana* Kom. — любка Дитмара (Ольский р-н, зал. Шельтинга, Беренджинские источники, разнотравье в 10 м от термальной площадки, 29 VII 2003, О. А. Мочалова). Этот вид с основным ареалом в южной части Дальнего Востока известен на Камчатке, Курилах и Сахалине, а вне России — в Японии и Китае. В. Ю. Баркалов (1984) считает, что он близок к *P. chorisiana* (Cham.) Reichenb., от которого отличается как экологией, так и рядом морфологических признаков (листорасположение, размеры цветков, отсутствие влагалищ в основании листьев и др.). E. Hulten (1960) рассматривает этот таксон как высокогорную разновидность *P. chorisiana*, которая распространена на Алеутских островах, Аляске и северо-западном побережье Канады.

Во «Флоре Японии» (Ohwi, 1984) *P. ditmariana* приведена как синоним *P. chorisiana* с ареалом от островов Хоккайдо и Хонсю до п-ова Камчатки, Курил и Сахалина. Отметим, что местонахождение *Platanthera ditmariana* на Беренджинских источниках является самым северным на Дальнем Востоке.

Произрастающие на источниках *Equisetum hyemale*, *Melica nutans*, *Circaea alpina* включены в список редких растений Магаданской обл. (Беркутенко, 1987). Список парциальной флоры Беренджинских источников, включающий 71 вид сосудистых растений, не является окончательным и, видимо, пополнится при последующих их посещениях. Большинство специалистов, изучающих экосистемы горячих ключей, подчеркивают их уязвимость; биоразнообразие этих уникальных уголков природы требует изучения и охраны.

Благодарности

Пользуюсь случаем поблагодарить А. В. Андреева за возможность посетить термальные источники, а также В. В. Якубова, В. Ю. Баркалова, М. Г. Хореву и А. Н. Беркутенко за помощь в определении ряда видов и консультации при написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Новые и редкие виды сосудистых растений Курильских островов // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1685—1690.

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Препринт. Магадан, 1987. 74 с.

Гольдтман В. Г. К вопросу формирования береговых терм Северо-Востока СССР // Формирование и геохимия подземных вод Сибири и Дальнего Востока. М., 1967. С. 74—80.

Зеленкевич А. А. Подземные воды // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 210—220.

Калабин А. И. Минеральные источники Северо-Востока СССР. Магадан, 1959. 107 с.

Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сб. Вып. 1. М., 1940. С. 5—52.

Липшиц С. Ю. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1936. Т. 45. № 2. С. 143—158.

Манько Ю. И., Седельников А. И. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 161 с.

Нешатаева В. Ю. Растительность Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки (Тр. Камч. филиала Тихоокеанского ин-та географии). Вып. 3. Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 218—228.

Полозова Т. Г., Юрцев Б. А. Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 94—121.

Рассохина Л. И., Чернягина О. А. Фитоценозы термальных полей долины гейзеров // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М., 1982. С. 51—62.

Сопин П. Л. Краткий очерк Беренджинского минерального источника. Отчет № 6267 Геологоразведочного управления ГУСДС МВД СССР. Магадан, 1946. 7 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л., 1985. 398 с.

Суворова Е. И. Термальные и минеральные воды // Гидрогеология СССР. Т. 26. Северо-Восток СССР. М., 1972. С. 206—222.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Чернягина О. А. Флора термальных местообитаний Камчатки // Тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования. Вып. 1. Петропавловск-Камчатский. 2000. С. 198—227.

Юрцев Б. А. К истории формирования растительного населения термальных источников Чукотки // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 122—130.

Якубов В. В. Материалы к флоре термальных источников Кроноцкого заповедника // Комаровские чтения. Вып. 42. Владивосток, 1996. С. 67—78.

Hulten E. Flora of the Aleutian Islands and westernmost of Alaska Peninsula with notes on the flora of Commander Islands. Ed. 2. Weinsh. Bergstr. 1960. 376 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Smithsonian institution Waschington, DC. 1984. 1069 p.

SUMMARY

The species list of the partial flora of the Berendzhinskie thermal springs (northern coast of the Sea of Okhotsk, Scheltinga Bay, 59°24′ N, 148°06′ E) is given for the first time. The descriptions of hydrological peculiarities of the thermal springs and their vegetation cover are presented. A record of *Platanthera ditmariana* Kom., a new species to the flora of Magadan Region, is reported.

УДК 581.5 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© А. Г. Боголюбов, Л. Н. Ющенкова, Ек. Ю. Кузьмина, М. А. Ярмишко

ДИНАМИКА ВИДОВ НИЖНИХ ЯРУСОВ ЕЛОВОГО СООБЩЕСТВА ИЗ ГРУППЫ PICEETA COMPOSITA

A. G. BOGOLYUBOV, L. N. YUSCHENKOVA, Ek. Yu. KUZMINA, M. A. YARMISHKO.

SPECIES DYNAMICS OF LOWER LAYERS OF THE SPRUCE COMMUNITY OF THE PICEETA COMPOSITA GROUP

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 04.03.2004
Окончательный вариант получен 01.11.2004

Исследована динамика видового состава нижних ярусов елового сообщества из группы Piceeta composita. Показано отсутствие регулярности в пространственном распределении популяций с флуктуационной динамикой, которое можно трактовать как случайное равномерное по пространству распределение, независимое от распределения плотностей других видов или иных факторов.

Ключевые слова: еловые сообщества, динамика видового состава.

Влияние древостоя на видовой состав нижних ярусов — хорошо установленный факт (Сукачев, 1953; Карпов, 1969а, б, 1973, 1983; Факторы..., 1983). Однако вопрос, в какой мере взаимодействия между растениями разных видов, образующих верхний полог сообщества, оказывают воздействие на видовой состав нижних ярусов сообщества, оставался без должного внимания. Сообщества группы Piceeta composita, начиная с С. И. Коржинского, рассматриваются как типы леса, отражающие в своем видовом составе и структуре различные этапы многовековых смен широколиственных лесов еловыми, протекавших в голоцене. Поэтому В. Г. Карпов (1973) справедливо указывал на изучение взаимоотношений между эдифицирующими видами бореального и неморального комплексов растений в современных биогеоценозах таежной зоны как на одну из сторон проблемы смен растительного покрова в голоцене. При этом он признавал, что вся совокупность механизмов вытеснения елью видов бореального комплекса и регуляции видового состава сообществ неморального и бореального типов изучена явно недостаточно. Хорошо известно, что Г. Э. Гроссет (1967) и В. Г. Карпов (1973), следуя Г. Ф. Морозову и В. Н. Сукачеву, главную причину сокращения ареалов и исчезновения из состава лесов таежной зоны видов неморального флористического комплекса усматривали в выщелачивании и оподзоливании почв в голоцене. В то же время в группе сложных ельников Piceeta composita отсутствуют экспериментальные данные о конкурентных взаимодействиях между елью и сопутствующими широколиственными породами. Также немного известно о межъярусных отношениях между елью, липой и неморальным и бореальным комплексами трав, кустарничков и мхов.

Методика

Наблюдения проводились в ельнике липняковом, относящемся к группе Piceeta composita, расположенном в пределах водораздела рек Западной Двины и Волги. Пробная площадь (размером 0.52 га) была заложена в 1972 г. на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (пп. 6, 94 квартал). Уже при первом описании в данном сообществе отмечался распад древостоя. Начиная с 1986 г., в интервале от 15 июля до 15 августа на этой пробной площади проводились регулярные описания нижних ярусов сообщества на 2 пересекающихся трансектах длиной 60—65 м и шириной 1 м.

Состав древостоя, к которому были отнесены все древесные растения с диаметром ствола от корневой шейки не менее 6 см, представлен главным образом *Picea abies* (L.) Karst. и *Tilia cordata* L., а также *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Sorbus aucuparia* L. и *Alnus incana* (L.) Moench и несколькими экземплярами *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *Salix caprea* L. Средние диаметры $\overline{D}$ площади сечений стволов $\overline{S}$ размеры N и плотности X популяций древостоя, а также суммы площадей сечений P приведены в табл. 1. Общая сумма площадей сечений в 2002 г. составила 23.81 м^2/га. Первый ярус сообщества представлен *Picea abies* и *Tilia cordata* с примесью *Acer platanoides*, *Ulmus glabra* и редкими экземплярами *Populus tremula*, *Betula pendula*. Ели первого яруса, как правило, относятся к первому классу Крафта, в то же время экземпляры липы I яруса можно отнести ко II и реже к III классам. Размещение деревьев I яруса крайне неоднородно и характеризуется наличием крупных просветов в верхнем пологе сообщества. Высота H елей 1-го яруса редко достигает 25 м и в среднем равняется 20 ± 1 м. В среднем 3-я часть крон елей возвышается над пологом широколиственных пород. Подъярус широколиственных пород образован главным образом *T. cordata*, *A. platanoides*, *U. glabra*, а также *S. aucuparia* и *A. incana*.

ТАБЛИЦА 1

Плотности, размеры и морфометрические показатели популяций, образующих древостой сообщества

Виды	Показатели				
	N	X, экз./га	$\overline{D}$, см	$\overline{S}$, см^2	P, м^2/га
Picea abies	147	278 ± 33	14.2 ± 1.0	274 ± 41	7.60 ± 1.14
Tilia cordata	139	263 ± 34	16.0 ± 0.6	241 ± 19	6.34 ± 0.51
Acer platanoides	139	263 ± 24	11.7 ± 0.3	120 ± 8	3.14 ± 0.22
Ulmus glabra	44	83 ± 13	15.7 ± 1.1	232 ± 35	1.93 ± 0.29
Sorbus aucuparia	175	331 ± 42	9.7 ± 0.2	80 ± 3	2.64 ± 0.11
Alnus incana	23	43 ± 18	12.8 ± 1.2	154 ± 31	0.67 ± 0.13
Populus tremula	2	4 ± 2	63.0 ± 3.0	3173 ± 330	1.18 ± 0.12
Betula pendula	2	4 ± 3	23.9 ± 17.4	689 ± 656	0.26 ± 0.25

Примечание. Показатели: N — размер популяции, X — плотность древостоя, $\overline{D}$ — средние диаметры, $\overline{S}$ — площади сечения стволов, P — суммы площадей сечений.

Для анализа структуры нижних ярусов сообщества в 2000 г. оконтурены 5 участков размером 25 м^2, в центре которых располагались взрослые представители *P. abies* I яруса, удаленные от ближайшего взрослого экземпляра *T. cordata* I яруса не менее чем на 3 м. Эти участки обозначим «Е». Аналогично оконтурены 4 площадки, свободные от елей I яруса, в центре которых находились взрослые экземпляры липы, удаленные от взрослых елей I яруса на расстояние, превышающее 3 м. Эти участки обозначим «Л». Помимо этого выделены 3 участка размером 25 м^2, в центре которых ель и липа I яруса располагались на расстоянии друг от друга в среднем на 1.5 м. Эти участки обозначим «ЕЛ» и будем говорить о «сближенной паре».

Диаметр сечения $D_{1.3}$ стволов елей на высоте 1.3 м от корневой шейки в среднем равнялся 23.6 ± 2.3 см (табл. 2). Диаметр стволов елей у корневой шейки D_r составлял 32.3 ± 3.0 см. Средний диаметр сечения стволов липы равнялся $D_{1.3} \simeq$ $\simeq$ 18.7 ± 1.1 см, а средний диаметр сечения ствола у корневой шейки составил $D_r \simeq$ $\simeq$ 23.6 ± 1.3 см. Средняя высота H оконтуренных елей равнялась 19.2 ± 1.0, лип — 15.1 ± 1.3 м. Высота h прикрепления кроны у елей и лип, как правило, лежала в интервале 5—6 м. Морфометрические показатели елей и лип 1-го яруса сообщества на различных оконтуренных участках представлены в табл. 2. На 5%-м уровне значимости только средняя высота елей и средний диаметр их ствола у корневой шейки достоверно превосходят эти показатели у лип. Разница морфометрических показателей *P. abies* и *T. cordata*, расположенных на различных участках, не достоверна.

Описания нижних ярусов производились под кронами оконтуренных деревьев на площадках размером в 1 × 1 м, центр которых был удален приблизительно на 1.10 ± 0.05 м от корневой шейки ствола (см. рисунок, *a*), за исключением площадок (*g*), располагавшихся строго посередине между сближенными особями ели и липы на участках ЕЛ (см. рисунок, *b*). Наименования сосудистых растений приведены по Н. Н. Цвелёву (2000), а мохообразных — по сводке М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992). Показатели частот встречаемости и обилия видов сравнивались методом однофакторного дисперсионного анализа.

Содержание гумуса, фосфора, калия, магния и кальция в почве, а также отношение C : N не различались между оконтуренными площадками 20 мая 2001 г. (табл. 3). Эти данные обработаны методом полного двухфакторного анализа, где

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические показатели оконтуренных экземпляров *Picea abies* и *Tilia cordata* на различных участках

Участки	$D_{1.3}$, см	D_r, см	H, м	h, м
		P. abies		
Е	20.6 ± 1.6	29.2 ± 2.5	19.3 ± 1.2	4.9 ± 0.7
ЕЛ	26.6 ± 4.0	35.4 ± 5.5	19.2 ± 1.9	6.6 ± 2.1
Среднее	23.6 ± 2.3	32.3 ± 3.0	19.2 ± 1.0	5.8 ± 1.1
		T. cordata		
Л	20.0 ± 1.6	24.6 ± 2.1	17.1 ± 1.6	5.2 ± 0.3
ЕЛ	17.3 ± 1.4	22.5 ± 1.8	13.0 ± 1.6	4.8 ± 0.6
Среднее	18.7 ± 1.1	23.6 ± 1.3	15.1 ± 1.3	5.0 ± 0.3

Примечание. $D_{1.3}$ — диаметр сечения стволов на высоте 1.3 м от корневой шейки, D_r — диаметр стволов у корневой шейки, H — средняя высота деревьев, h — высота прикрепления кроны.

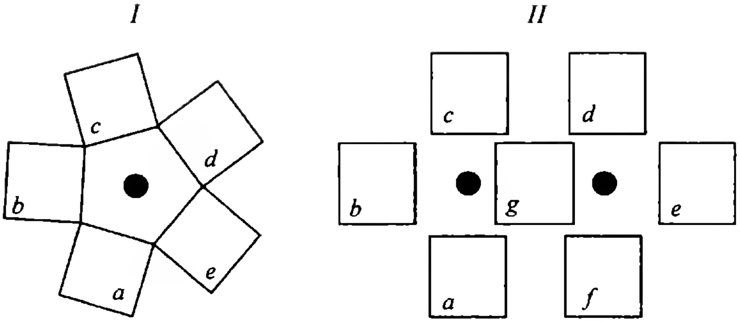


Схема расположения метровых контуров под кронами деревьев.

I — на участках Е и Л, *II* — на участках ЕЛ. *a—g* — площадки размером 1 × 1 м. Черными кружками обозначено расположение деревьев.

1-й фактор — это тип участка, а 2-й — уровень горизонта. Только содержание углерода было достоверно ниже под кронами сближенных пар (участки ЕЛ). Вместе с тем «нулевая гипотеза» о равном содержании общего азота в почве в пределах контуров не была полностью опровергнута с помощью полного двухфакторного анализа.

Все виды нижних ярусов сообщества по типу динамики были разбиты на 5 групп (А, В, С, D и Е). В группу С (постоянный тип) отнесены виды, у которых были постоянная частота встречаемости и постоянное покрытие или для древесных растений постоянная плотность за период с 1986 по 2000 г. Иными словами, мы считали, что постоянным типом динамики обладают виды, для которых на 5%-м уровне значимости принималась нулевая гипотеза о равенстве средних показателей за 1986, 1994 и 2000 гг. В группу С входили только виды, встречавшиеся во все годы наблюдений. Если на 5%-м уровне значимости принималась гипотеза о постоянстве частот встречаемости и проективного покрытия, но в какой-то из сроков наблюдений данный вид отсутствовал в наших списках, то он относился к группе Е (флуктуационный тип). Тем самым, к группе Е принадлежали только те виды, частота встречаемости которых недостоверно отличалась от нуля. Группу А (увеличение обилия) образуют виды, которые увеличивали частоту встречаемости и одновременно не уменьшали свое проективное покрытие или плотность. К этой же группе А также отнесены виды, которые обладали постоянной частотой и достоверно увеличивали или свое проективное покрытие, или свою плотность. В группу А попадали также виды, впервые зафиксированные в данном сообществе, частота встречаемости или проективное покрытие которых достоверно отличались от нуля. К группе В (понижение обилия) отнесены виды, которые монотонно уменьшали встречаемость и одновременно не увеличивали проективное покрытие или плотность. К этой же группе В причислялись виды с постоянной частотой встречаемости и монотонным понижением проективного покрытия или плотности. Соответственно к группе D (колебания обилия) принадлежали те виды, для которых были отвергнуты гипотезы о равенстве частот встречаемости или проективных покрытий за все годы наблюдений. При этом частота встречаемости или проективное покрытие видов, принадлежащих группе D, были наибольшими или наименьшими в 1994 г. Следовательно, группу D составляют виды, частота встречаемости или проективное покрытие которых испытывали колебания. Проведенная классификация видов по типам динамики относится только к данному сообществу и конкретному отрезку времени.

ТАБЛИЦА 3

Содержание химических элементов в почве различных контуров

Горизонт	Контур	$pH_{водн.}$	CaO	MgO	$N_{общ.}$, %	C, %	C : N	Гумус, %	K_2O	P_2O_5
A_0	Е (n = 5)	5.5 ± 0.3	47.6 ± 7.4	22.4 ± 12.5	0.95 ± 0.21	0.0	0.0	0.0	8.1 ± 1.5	10.3 ± 4.8
A_0	Л (n = 5)	5.6 ± 0.2	39.4 ± 8.2	29.1 ± 9.0	0.53 ± 0.29	0.0	0.0	0.0	9.3 ± 2.4	14.5 ± 5.4
A_0	ЕЛ (n = 4)	5.7 ± 0.3	46.2 ± 2.0	23.2 ± 6.4	0.29 ± 0.05	0.0	0.0	0.0	9.8 ± 2.8	13.7 ± 5.7
A_I	Е (n = 5)	5.0 ± 0.3	14.1 ± 3.6	13.6 ± 5.5	0.28 ± 0.04	5.4 ± 1.3	19.5 ± 3.2	9.3 ± 2.2	8.3 ± 1.4	9.0 ± 2.2
A_I	Л (n = 5)	4.9 ± 0.2	18.7 ± 5.3	16.4 ± 9.6	0.27 ± 0.03	4.4 ± 1.6	17.2 ± 9.2	7.6 ± 2.7	7.3 ± 2.6	9.5 ± 4.9
A_I	ЕЛ (n = 4)	5.3 ± 0.2	14.9 ± 3.4	17.4 ± 8.8	0.27 ± 0.04	3.8 ± 0.36	14.8 ± 2.3	6.5 ± 0.7	6.9 ± 1.8	7.7 ± 3.1
A_IA_2	Е (n = 5)	4.9 ± 0.2	13.0 ± 4.5	6.7 ± 5.0	0.22 ± 0.04	3.1 ± 1.0	15.9 ± 5.3	5.4 ± 1.7	9.5 ± 2.2	10.5 ± 2.4
A_IA_2	Л (n = 5)	4.9 ± 0.2	7.4 ± 3.0	12.3 ± 4.7	0.26 ± 0.03	4.2 ± 1.0	15.9 ± 2.33	7.3 ± 1.7	8.7 ± 1.9	17.3 ± 3.9
A_IA_2	ЕЛ (n = 5)	5.1 ± 0.1	12.8 ± 7.5	16.0 ± 4.2	0.27 ± 0.05	2.7 ± 0.7	10.1 ± 2.5	4.6 ± 1.2	9.0 ± 2.0	16.5 ± 4.4
A_2	Е (n = 5)	5.3 ± 0.2	4.5 ± 2.1	6.4 ± 3.5	0.22 ± 0.04	3.9 ± 0.7	20.1 ± 4.9	6.7 ± 1.2	10.0 ± 1.6	12.6 ± 2.6
A_2	Л (n = 5)	5.3 ± 0.1	10.0 ± 1.9	18.0 ± 15.7	0.25 ± 0.03	3.2 ± 1.5	12.2 ± 4.5	5.5 ± 2.6	11.9 ± 0.9	23.6 ± 2.5
A_2	ЕЛ (n = 4)	5.2 ± 0.2	7.8 ± 1.8	7.0 ± 4.0	0.36 ± 0.07	2.7 ± 0.5	8.9 ± 2.6	4.7 ± 0.9	11.5 ± 2.2	21.3 ± 2.5

Примечание. Содержание CaO, MgO, K_2O, P_2O_5 указано в мг-экв./100 г почвы.

Результаты

В табл. 4 приведены данные по динамике частоты встречаемости видов нижних ярусов сообщества. В столбце 5 приведена статистика критерия Фишера F иосле проведения однофакторного дисперсионного анализа, на основании которого принималась или отвергалась нулевая гипотеза о равенстве средних за 1986, 1994 и 2000 гг. В столбцах 7, 8 и 9 табл. 4 указана частота встречаемости видов в 2000 г. под кронами оконтуренных деревьев в зависимости от типа участков. На основании однофакторного дисперсионного анализа проверялись нулевые гипотезы о равной встречаемости растений на различных участках. Столбец 10 содержит значение статистики F, соответствующее этому сравнению. В табл. 5 содержатся данные по динамике проективного покрытия трав, кустариичков и мхов, а также плотности (тыс. экз./га) видов подлеска. В табл. 5 не указаны виды с проективиым покрытием ниже 0.05 %. Данные 2000 г. также классифицированы по типам участков.

ТАБЛИЦА 4

Частота встречаемости (%) и тип динамики видов

Виды	Годы наблюдений				Тип	Участок (2000 г.)			
	1986	1994	2000	F		Л	Е	ЕЛ	F
Число наблюдений (n)	120	121	68	309		22	25	21	68
Подрост и подлесок									
Betula pendula Roth	2	1	1	0.01	C	0	4	0	0.86
Padus avium Mill.	1	1	3	0.11	C	0	8	0	1.79
Ulmus glabra Huds.	1	3	3	0.92	C	0	0	10	2.36
Lonicera xylosteum L.	7	2	1	2.78	C	0	0	5	1.12
Picea abies (L.) Karst.	34	41	47	1.60	A	68	40	38	**3.16**
Tilia cordata L.	6	6	19	**6.06**	A	18	16	24	0.23
Sorbus aucuparia L.	7	21	69	**63.9**	A	64	80	62	1.09
Acer platanoides L.	9	7	26	**9.33**	A	23	28	29	0.11
Corylus avellana L.	2	2	13	**8.06**	A	5	16	19	1.10
Viburnum opulus L.	0	0	4	**5.51**	A	0	0	14	**3.74**
Frangula alnus Mill.	1	0	1	0.78	E	0	4	0	0.86
Ribes nugrum L.	0	1	1	0.78	E	0	4	0	0.86
Salix caprea L.	3	2	0	0.85	E	0	0	0	
Число видов	11	11	12			5	9	8	
Травяно-кустарничковый ярус									
Thelypteris phegopteris (L.) Sloss.	51	46	49	0.25	C	32	68	43	**3.45**
Athyrium filix-femina (L.) Roth	33	28	21	1.75	C	18	16	29	0.59
Vaccinium myrtillus L.	3	3	4	0.34	C	9	4	0	1.05
Angelica sylvestris L.	3	1	4	1.32	C	9	0	5	1.14
Crepis paludosa (Jacq.) Aschers.	6	7	4	0.19	C	0	4	10	1.15
Paris quadrifolia L.	3	4	3	0.27	C	0	8	0	1.79
Mercurialis perennis L.	3	3	4	0.25	C	0	0	14	**3.74**
Stellaria holostea L.	53	74	79	**9.42**	A	95	76	67	**3.45**
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	32	59	84	**29.2**	A	59	92	100	**9.36**
Milium effusum L.	25	44	57	**10.9**	A	77	52	43	2.10
Equisetum sylvaticum L.	22	41	59	**14.5**	A	55	48	76	2.03
Trientalis europaea L.	16	31	54	**16.8**	A	59	28	81	**6.43**
Rubus saxatilis L.	3	4	15	**5.71**	A	14	8	24	1.14
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	0	2	7	**5.61**	A	5	0	19	**3.41**

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	Годы наблюдений				Тип	Участок (2000 г.)			
	1986	1994	2000	F		Л	Е	ЕЛ	F
Число наблюдений (n)	120	121	68	309		22	25	21	68
Hepatica nobilis Schreb.	5	3	9	1.35	A	0	12	14	1.62
Oxalis acetosella L.	93	97	97	1.49	B	95	96	100	1.05
Galeobdolon luteum Huds	89	95	91	1.43	B	95	80	100	**3.39**
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray	73	73	81	0.87	B	86	96	57	**6.81**
Equisetum pratense Ehrh.	81	82	43	**22.8**	B	50	52	24	2.26
Circaea alpina L.	26	32	6	**8.90**	B	5	4	10	0.35
Cinna latifolia (Trev.) Griseb.	28	16	6	**7.51**	B	5	12	0	1.54
Rubus idaeus L.	25	21	1	**46.6**	B	0	4	0	0.86
Stellaria nemorum L.	48	51	1	**30.7**	B	0	0	5	0.49
Pulmonaria obscura Dumort.	5	8	0	3.07	B	0	0	0	
Impatiens noli-tangere L.	5	8	0	**4.60**	B	0	0	0	
Chrysosplenium alternifolium L.	3	7	0	**3.78**	B	0	0	0	
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	4	0	0	**4.07**	B	0	0	0	
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	38	50	62	**5.00**	D	55	60	71	0.66
Galium odoratum (L.) Scop.	33	41	28	1.98	D	18	24	43	1.79
Aegopodium podagraria L.	33	47	28	**4.22**	D	18	32	33	0.76
Lusula pilosa (L.) Willd.	10	3	15	**4.97**	D	9	28	5	**4.00**
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	1	10	1	**6.93**	D	0	0	5	1.12
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	1	15	0	**14.2**	D	0	0	0	
Asarum europaeum L.	0	0	1	1.78	E	5	0	0	1.05
Lycopodium annotinum L.	2	0	1	0.98	E	0	4	0	0.86
Aconitum lycoctonum L.	3	1	0	1.23	E	0	0	0	
Corydalis solida (L.) Clairv.	1	0	0	0.78	E	0	0	0	
Polygonatum multiflorum (L.) All.	1	1	0	0.28	E	0	0	0	
Urtica dioica L.	1	1	0	0.28	E	0	0	0	
Fragaria vesca L.	1	0	0	0.78	E	0	0	0	
Drymochloa sylvatica (Poll.) Holub	1	0	0	0.78	E	0	0	0	
Solidago virgaurea L.	0	1	0	0.28	E	0	0	0	
Ranunculus repens L.	0	1	0	0.78	E	0	0	0	
Всего видов	39	37	30			22	24	24	
Моховой покров									
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout	9	10	16	1.21	C	9	8	33	**3.50**
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G.	6	14	6	3.03	C	14	0	5	2.03
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	3	4	3	0.10	C	0	4	5	0.49
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	3	1	1	0.53	C	0	4	0	0.86
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G.	2	3	4	0.63	C	0	8	5	0.88
Sphagnum squarrosum Crome	1	1	1	0.11	C	0	4	0	0.86
Plagiomnium medium (Bruch et Schimp.) T. Kop.	8	3	3	2.02	C	0	0	10	2.36
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	3	1	3	0.67	C	0	0	10	2.36
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	36	40	87	**29.9**	A	82	88	90	0.36
Dicranum scoparium Hedw.	22	19	44	**8.35**	A	59	40	33	1.59
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	6	2	15	**6.66**	A	9	20	10	0.50
Plagiothecium laetum B. S. G.	0	0	4	**5.51**	A	0	8	5	0.88
Rhizomnium sp. (Broth.) T. Kop.	0	0	3	**3.62**	A	0	8	0	1.79
Brachythecium reflexum (Starke) B. S. G.	37	25	21	**3.46**	B	9	8	48	**8.12**
B. oedipodium (Mitt.) Jaeg.	34	22	15	**4.91**	B	9	4	33	**4.74**
Callicladium haldanianum (Grev.) Crum	4	0	0	**4.07**	B	0	0	0	
Plagiomnium affine (Bland.) T. Kop.	33	16	35	**6.55**	D	18	28	62	**5.55**

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	Годы наблюдений				Тип	Участок (2000 г.)			
	1986	1994	2000	F		Л	Е	ЕЛ	F
Число наблюдений (n)	120	121	68	309		22	25	21	68
Plagiochila asplenioides (L.) Dum. s. l.	6	0	13	**8.19**	D	27	4	10	3.08
Plagiomnium elatum (Bruch. et Schimp. in B. S. G.) T. Kop.	3	0	16	**15.4**	D	36	12	0	**6.26**
P. cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	9	40	1	**32.2**	D	0	0	5	1.12
Dicranum polysetum Sw.	1	10	0	**8.45**	D	0	0	0	
Brachythecium rutabulum (Hedw.) B. S. G.	3	0	1	2.12	E	0	0	5	1.12
Polythrichum commune Hedw.	1	0	1	0.78	E	0	0	5	1.12
P. longisetum Brid.	0	0	1	1.78	E	0	0	5	1.12
Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Kop.	0	0	1	1.78	E	0	0	5	1.12
Hypnum pallescens (Hedw.) Beauv.	0	0	1	1.78	E	0	0	5	1.12
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.	3	0	0	2.40	E	0	0	0	
R. triquetrus (Hedw.) Warnst.	3	0	0	2.40	E	0	0	0	
Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop.	2	0	0	1.59	E	0	0	0	
Число видов	24	16	24			10	15	20	

Примечание. Критический уровень критерия Фишера на 5%-м уровне значимости при числе степеней свободы 307 меньше 3.07, при числе степеней свободы 66 меньше 3.15. Значимые величины выделены полужирным шрифтом. Буквами обозначен характер динамики (см. пояснения в тексте).

В 2000 г. основу подлеска образовывали подрастающие генерации ели европейской, порослевые экземпляры липы мелколистной, рябины обыкновенной и клена остролистного. Подрост всех этих 4 видов, взрослые представители которых в настоящее время составляют 5/6 суммарной площади сечений древостоя (табл. 1), увеличил свою плотность за годы наблюдений. Особи липы мелколистной часто обладали стелющейся формой. Рябина обыкновенная, как правило, представлена особями высотой в 3—5 см. Реже встречались лещина (*Corylus avellana*), молодые экземпляры вяза (*Ulmus glabra*) и калины (*Viburnum opulus*). В подлеске встречались молодые экземпляры березы (*B. pendula*), черемухи (*Padus avium*), жимолости (*Lonicera xylosteum*), смородины (*Ribes nigrum*) и крушины (*Frangula alnus*). В 2000 г. мы не нашли молодой поросли ивы (*Salix caprea*), которая ранее присутствовала на данной пробной площади. За годы наблюдений ни разу не зафиксирован подрост *Populus tremula* и *Alnus incana* , взрослые представители которых обладают низкой плотностью в составе древостоя.

Древесные растения, обилие которых на протяжении данного периода наблюдений было постоянным (тип С) или флуктуировало (тип Е), полностью отсутствовали в подкроновом пространстве лип, достаточно удаленных от крупных экземпляров ели (участки Л). Под кронами липы мелколистной на участках Л находились только те виды подлеска, которые увеличивали свою плотность (табл. 4). Подрост *P. abies* монотонно увеличивал свою плотность и был наиболее хорошо развит под кронами липы мелколистной и наименее — под кронами сближенных взрослых пар ели и липы (ЕЛ). Плотность молодых генераций липы мелколистной также увеличивалась, но их размещение не зависело от породы деревьев, образующих верхний полог древостоя. Плотность числа особей рябины обыкновенной, как можно было ожидать (Сукачев, 1953), под кронами взрослых елей почти вдвое превосходила плотность в подкроновом пространстве лип (Л) и сближенных пар (ЕЛ). Однако сравнение частоты встречаемости (табл. 4) и средней плотности (табл. 5) на различных типах участков не выявило статистически значимой дифференциации

ТАБЛИЦА 5

Плотность популяций подлеска (тыс. экз./га) и проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова в различные годы наблюдений

Виды	Годы наблюдений				Участки (2000 г.)			
	1986	1994	2000	F	Л	Е	ЕЛ	F
Число наблюдений	120	121	68		22	25	21	
Подлесок, тыс. экз./га								
Тип динамики С								
Betula pendula	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.3	0.43	0	0.8 ± 0.8	0	0.86
Padus avium	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	1.0 ± 0.7	2.77	0	2.8 ± 2.0	0	1.75
Ulmus glabra	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.2	0.7 ± 0.6	1.31	0	0	2.4 ± 1.9	1.69
Lonicera xylosteum	0.8 ± 0.3	0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.1	1.50	0	0	0.5 ± 0.5	1.12
Тип динамики А								
Picea abies	6.6 ± 1.7	13 ± 2.4	14 ± 2.8	**3.21**	24 ± 7.1	9.6 ± 2.9	8.6 ± 3.3	**3.28**
Tilis cordata	0.6 ± 0.2	0.7 ± 0.3	2.8 ± 0.8	**8.76**	2.3 ± 1.1	2.4 ± 1.2	3.8 ± 1.8	0.37
Sorbus aucuparia	0.8 ± 0.3	4.6 ± 1.0	71 ± 1.1	**74.3**	54 ± 17	99 ± 18	57 ± 19	2.09
Acer platanoides	0.9 ± 0.3	1.0 ± 0.5	4.0 ± 1.1	**10.4**	2.3 ± 0.9	4.8 ± 2.2	4.8 ± 2.0	0.62
Corylus avellana	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.2	1.8 ± 0.6	**7.97**	0.5 ± 0.5	2.4 ± 1.2	2.4 ± 1.2	1.18
Viburnum opulus	0	0	1.9 ± 1.4	**3.35**	0	0	6.2 ± 4.4	2.18
Тип динамики Е								
Frangula alnus	0.1 ± 0.1	0	0.1 ± 0.1	0.78	0	0.4 ± 0.4	0	0.86
Ribes nigrum	0	0.3 ± 0.3	1.0 ± 1.0	1.26	0	2.8 ± 2.8	0	0.86
Salix caprea	0.3 ± 0.3	0.3 ± 0.2	0	0.64	0	0	0	
Травяно-кустарничковый ярус								
Общее ПП	53 ± 1.6	65 ± 1.5	31 ± 1.4		33 ± 2.5	31 ± 2.6	36 ± 3.0	0.91
Тип динамики С								
Thelypteris phegopteris	2.1 ± 0.3	2.4 ± 0.3	1.2 ± 0.2	2.90	0.7 ± 0.2	1.6 ± 0.4	3.1 ± 1.3	1.59
Athyrium filix-femina	7.3 ± 1.3	5.6 ± 1.1	2.8 ± 1.0	2.78	5.0 ± 2.6	1.4 ± 0.8	3.0 ± 2.8	1.29
Vaccinium myrtillus	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.2	0.21	0.4 ± 0.3	0.4 ± 0.4	0	0.53
Angelica sylvestris	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.05	0.4 ± 0.3	0	0.1 ± 0.1	1.19
Crepis paludosa	0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.1	0.1 ± 0.1	2.60	0	0.2 ± 0.2	0.3 ± 0.2	0.59

Paris quadrifolia	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	1.40	0	0.3 ± 0.2	0	1.67
Mercurialis perennis	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.1	+	0.56	0	0	0.1 ± 0.1	**3.74**
Тип динамики A								
Stellaria holostea	1.7 ± 0.3	6.4 ± 0.6	1.6 ± 0.2	**37.8**	2.5 ± 0.4	1.1 ± 0.2	1.9 ± 0.9	**5.82**
Majanthemum bifolium	0.7 ± 0.1	2.4 ± 0.2	3.0 ± 0.3	**30.1**	1.4 ± 0.4	3.6 ± 0.5	3.6 ± 0.6	**7.47**
Milium effusum	0.6 ± 0.1	3.5 ± 0.6	2.2 ± 0.3	**14.9**	3.1 ± 0.6	1.8 ± 0.6	4.3 ± 0.8	1.22
Equisetum sylvaticum	0.4 ± 0.1	2.5 ± 0.4	3.3 ± 0.5	**18.5**	3.0 ± 0.9	3.1 ± 1.1	6.0 ± 1.3	0.24
Trientalis europaea	0.2 ± 0.1	1.0 ± 0.2	0.7 ± 0.1	**12.5**	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.1	1.6 ± 0.6	**7.60**
Rubus saxatilis	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.2	2.50	0.4 ± 0.3	0.1 ± 0.1	1.0 ± 0.7	1.90
Cirsium oleraceum	0	0.1 ± 0.1	1.0 ± 0.5	**6.26**	0.7 ± 0.7	0	1.5 ± 1.0	2.47
Hepatica nobilis	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.3	**6.31**	0	1.5 ± 0.6	0.1 ± 0.1	**3.64**
Тип динамики B								
Oxalis acetosella	7.8 ± 0.6	10 ± 0.7	5.2 ± 0.4	**15.3**	3.9 ± 0.5	5.5 ± 0.8	7.1 ± 1.1	2.98
Galeobdolon luteum	5.3 ± 0.5	6.2 ± 0.4	3.4 ± 0.4	**9.15**	2.5 ± 0.4	3.5 ± 0.9	5.1 ± 1.1	1.39
Dryopteris dilatata	16 ± 1.6	13 ± 1.2	8.0 ± 1.0	**7.82**	11 ± 2.1	10 ± 1.3	3.1 ± 1.4	8.76
Equisetum pratense	5.7 ± 0.7	9.1 ± 0.8	0.8 ± 0.2	**26.4**	1.0 ± 0.4	0.8 ± 0.2	0.4 ± 0.4	0.62
Circaea alpina	0.5 ± 0.1	1.0 ± 0.2	0.1 ± 0.0	**9.79**	0.1 ± 0.1	+	0.1 ± 0.1	0.35
Cinna latifolia			0.1 ± 0.0	**4.28**	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0	1.54
Rubus idaeus	9.6 ± 1.1	1.5 ± 0.3	0.1 ± 0.1	**45.8**	0	0.2 ± 0.2	0	0.86
Stellaria nemorum	2.5 ± 0.5	4.0 ± 0.5	+	**14.0**	0	0	0.1 ± 0.1	0.49
Pulmonaria obscura	0.5 ± 0.2	0.7 ± 0.3	0	1.81	0	0	0	
Impatiens noli-tangere	0.1 ± 0.0	0.6 ± 0.2	0	**5.73**	0	0	0	
Chrysosplenium alternifolium	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.1	0	**5.80**	0	0	0	
Chamaenerion angustifolium	0.1 ± 0.1	0	0	**3.38**	0	0	0	
Тип динамики D								
Gymnocarpium dryopteris	0.9 ± 0.2	2.2 ± 0.3	1.2 ± 0.2	**10.9**	1.5 ± 0.4	1.3 ± 0.4	0.7 ± 0.2	0.81
Galium odoratum	1.1 ± 0.3	2.1 ± 0.3	1.2 ± 0.3	**4.51**	0.7 ± 0.3	1.1 ± 0.5	2.1 ± 1.0	1.14
Aegopodium podagraria	1.9 ± 0.4	5.1 ± 0.7	0.6 ± 0.2	**16.1**	0.4 ± 0.2	0.7 ± 0.3	0.1 ± 0.1	0.44
Luzula pilosa	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.5 ± 0.2	**5.05**	0.4 ± 0.3	1.0 ± 0.4	0.1 ± 0.1	2.82
Anemonoides nemorosa	0.0 ± 0.0	3.6 ± 0.3	+	**108**	0	0	0.1 ± 0.1	1.12
Calamagrostis arundinacea	0.0 ± 0.0	0.6 ± 0.2	0	**10.4**	0	0	0	
Тип динамики E								
Aconitum lycoctonum	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0	0.66	0	0	0	
Polygonatum multiflorum	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0	0.28	0	0	0	
Urtica dioica	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0	0.28	0	0	0	

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Виды	Годы наблюдений				Участки (2000 г.)			
	1986	1994	2000	F	Л	Е	ЕЛ	F
Число наблюдений	120	121	68		22	25	21	
				Моховой покров				
Общее ПП	11 ± 0.8	11 ± 0.9	14 ± 1.3		16 ± 2.0	10 ± 1.7	14 ± 3.5	2.86
Тип динамики С								
Cirriphyllum piliferum	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.72	0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.1	2.3 ± 1.0	**3.18**
Brachythecium salebrosum	0.1 ± 0.1	0.7 ± 0.3	0.2 ± 0.1	2.69	0.3 ± 0.2	0	0.7 ± 0.7	0.87
Hylocomium splendens	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	+	0.65	0	+	0.1 ± 0.1	0.49
Plagiothecium denticulatum	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.2	2.20	0	0.2 ± 0.1	0.7 ± 0.7	0.89
Sphagnum squarrosum	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1	+	0.27	0	0.0 ± 0.0	0	0.86
Plagiomnium medium	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.1	2.18	0	0	???	2.26
Тип динамики А								
Pleurozium schreberi	3.8 ± 0.6	2.6 ± 0.4	7.8 ± 1.0	**16.2**	7.6 ± 1.4	5.8 ± 1.1	7.1 ± 2.4	1.90
Dicranum scoparium	1.1 ± 0.3	1.2 ± 0.3	1.6 ± 0.4	0.61	2.5 ± 1.0	1.2 ± 0.5	0.7 ± 0.7	1.31
Rhodobryum roseum	0.1 ± 0.1	0.0 ± 0.0	0.2 ± 0.1	**3.09**	0.3 ± 0.2	0.3 ± 0.1	??????	0.53
Plagiothecium laetum	0	0	0.1 ± 0.0	**4.87**	0	0.1 ± 0.1	????	1.00
Тип динамики В								
Brachythecium reflexum	1.1 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	**13.8**	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.4 ± 0.2	**6.02**
B. oedipodium	1.5 ± 0.3	1.2 ± 0.2	0.3 ± 0.1	**3.94**	0.1 ± 0.1	+	2.0 ± 0.9	**5.06**
Callicladium haldanianum	0.1 ± 0.1	0	0	2.55	0	0	0	
Тип динамики D								
Plagiomnium affine	1.5 ± 0.4	0.9 ± 0.3	2.1 ± 0.6	2.40	1.9 ± 1.2	2.9 ± 1.3	3.1 ± 1.0	0.41
Plagiochila asplenioides	0.2 ± 0.1	0	0.7 ± 0.3	**6.98**	1.6 ± 0.7	+	0 ± 0 ???	3.06
Plagiomnium elatum	0.1 ± 0.0	0	0.9 ± 0.5	**5.65**	2.4 ± 1.4	0.2 ± 0.1	0	2.77
P. cuspidatum	0.2 ± 0.1	2.3 ± 0.4	0.1 ± 0.1	**19.4**	0	0	0.2 ± 0.2	1.12
Dicranum polysetum	0.0 ± 0.0	1.0 ± 0.4	0	**5.56**	0	0	0	

Примечание. Критический уровень критерия Фишера на 5%-м уровне значимости при числе степеней свободы 307 меньше 3.07, при числе степеней свободы 66 меньше 3.15. Значимые величины выделены полужирным шрифтом.

ее обилия по типам подкроновых пространств. Подрост *Betula pendula*, а также кустарники *Padus avium*, *Frangula alnus* и *Ribes nigrum* приурочены к подкроновому пространству елей, достаточно удаленных от крупных экземпляров липы, они не встречались на других участках. Предположение о предпочтении этими древесными растениями подкронового пространства ели отвергается недостоверными различиями между частотой их встречаемости и плотности на наших участках. Молодые экземпляры вяза (*Ulmus glabra*), жимолости (*Lonicera xylosteum*) и калины (*Viburnum opulus*) были зафиксированы только на площадках под кронами сближенных пар ЕЛ ели и липы. Частота встречаемости и плотность подроста вяза и жимолости не имели достоверных различий с нулевыми отметками, зафиксированными на площадках Е, Л. Только частота встречаемости калины (табл. 4) достоверно отличалась от нуля. Но ее средняя плотность в пределах площадок ЕЛ обладала большой ошибкой и не показала достоверных отличий от нулевой плотности, зафиксированной на площадках Е и Л.

Суммарное проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова было наибольшим в 1994 г. — 70 ± 1.3 %, в 1986 г. составило 60 ± 1.5, наименьшим было в 2000 г. — 42 ± 1.6 %. Зафиксированное колебание — следствие колебаний проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса было наибольшим в 1994 г. и вдвое превосходило наименьшее значение, достигнутое в 2000 г. В травяно-кустарничковом ярусе в 1986 г. было зафиксировано 39 видов, в 1994 — 37, а в 2000 — 25. По-видимому, в данном интервале времени произошло понижение видового богатства травяно-кустарничкового яруса. Но на 1 м^2 в период наших наблюдений в среднем встречалось неизменное число видов: в 1986 г. — 8.7 ± 0.2 вида, в 1994 — 11 ± 0.9, в 2000 — 9.2 ± 0.2.

В 2000 г. с частотой не менее 80 % встречались *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, *Dryopteris dilatata*, *Majanthemum bifolium*, *Stellaria holostea*, по крайней мере в половине наблюдений встречались *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*. Именно эти виды образуют главную часть покрытия травяно-кустарничкового яруса. Из 30 видов травяно-кустарничкового яруса 22 были представлены под кронами лип (участки Л), 23 — под кронами елей (Е) и 24 — под кронами сближенных пар (ЕЛ). Видовое богатство под кронами деревьев на выделенных участках в целом было одинаковым.

Вороний глаз (*Paris quadrifolia*), малина (*Rubus idaeus*) и плаун (*Lycopodium annotinum*) были встречены только под кронами елей (участки Е). Но частота их встречаемости и проективное покрытие незначимо отличались от нулевых показателей на участках с непременным присутствием взрослых особей липы (Л и ЕЛ). Заметим, что малина, столь характерная для пионерных стадий сукцессий, из года в год понижала свое обилие и, по-видимому, к настоящему времени ее присутствие в списках — след былого обилия. Плаун был отнесен к группе Е с флуктуационным типом динамики, что сильно затрудняет подтверждение гипотезы о регулярности его пространственного распределения. Достоверно наибольшую частоту встречаемости на участках Е имели *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Thelypteris phegopteris* и наибольшее покрытие — *Hepatica nobilis*.

Asarum europaeum L. в 2000 г. встретился только на участках Л. Все остальные растения, произраставшие на участках Л под кронами крупных особей липы, обязательно встречались и на других типах участков Е или ЕЛ. Проективное покрытие *Stellaria holostea* было достоверно выше под кронами лип (табл. 5).

Присутствие *Mercurialis perennis*, *Stellaria nemorum*, *Anemonoides nemorosa* было отмечено только под кронами сближенных пар ЕЛ ели и липы. Но из этих видов только для *M. perennis* можно говорить о значимом предпочтении подкронового пространства сближенных пар. Кроме этого, частота встречаемости или проективное покрытие *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Galeobdolon luteum* Huds. и *Trientalis europaea* L. были достоверно наибольшими на участках ЕЛ сближенных пар елей и лип (табл. 4, 5). По-видимому, на участках сближенных пар елей и лип можно было ожидать понижения обилия видов нижних ярусов. Однако лишь папоротник *Dryopteris dilatata* имел наименьшее обилие на этих участках по сравнению с участками Е и Л.

На участках ЕЛ ни разу не встретились *Vaccinium myrtillus* и *Cinna latifolia*. Под кронами елей (Е) не зафиксированы *Angelica sylvestris*, *Cirsium oleraceum*, а под кронами лип — *Crepis paludosa* и *Hepatica nobilis*.

Моховой покров на протяжении наших наблюдений был слабо развит (табл. 4, 5). Среднее проективное покрытие мохового покрова было постоянным и составляло 11—14 %. В 2000 г. под кронами лип на участках Л было зафиксировано 10 видов мохообразных, на участках Е под кронами елей 15 видов, а наибольшее количество видов мохообразных — 20 — было на участках сближенных пар ЕЛ.

Видовой состав мохового покрова под кронами взрослых лип на участках Л имел высокое пересечение с таковым на участках Е и ЕЛ. В частности, 8 из 10 видов мхов с участков Л встречались на всех 3 участках, и только *Plagiomnium elatum* не встречался под кронами сближенных пар (ЕЛ), а *Brachythecium salebrosum* не обнаружен под кронами елей на участках Е. Частота встречаемости *P. elatum* в подкроновом пространстве лип была достоверно выше, чем на участках Е и ЕЛ. Обилие *B. salebrosum* не было значимо дифференцировано по подкроновым пространствам.

Plagiomnium ellipticum, *Sphagnum squarrosum* и *Rhizomnium* sp. обнаружены только под кронами елей на участках Е и отсутствовали на других участках. Но эти виды встречались редко и образовывали низкое проективное покрытие. С помощью однофакторного дисперсионного анализа не была опровергнута гипотеза о равенстве показателей обилия этих видов между участками.

Редко встречавшийся *Plagiomnium medium*, который на протяжении наблюдений не изменял своего обилия (тип С), виды *Brachythecium rutabulum*, *Polythrichum commune*, *P. longisetum* и *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Hypnum pallescens*, динамика которых была отнесена к флуктуационному типу Е, а также *Plagiomnium cuspidatum*, обладавший в 2000 г. очень низкой частотой встречаемости и характеризовавшийся колебательным типом динамики (D), встречались только на участках ЕЛ под кронами сближенных экземпляров ели и липы. У 4 видов — *Brachythecium reflexum*, *B. oedipodium*, *Ciriphyllum piliferum*, *Pligiomnium affine*, представленных на всех типах участков, выявлено достоверное предпочтение подкроновому пространству ЕЛ сближенных пар ели и липы.

Обсуждение

Данное сообщество далеко от своего стабильного состояния. Обилие только 19 видов из 66 (29 %) было постоянным на протяжении наблюдений с 1986 г. (табл. 6). Столько же видов увеличивало свое обилие. Из 10 видов, понизивших свое обилие; 8 принадлежало травяно-кустарничковому ярусу. Это согласуется с понижением числа видов травяно-кустарничкового яруса с 39 в 1986 до 30 в 2000 г. Из 9 видов с флуктуационным типом динамики — 5 представителей мохового покрова, и все они сосредоточены под кронами сближенных пар ЕЛ.

ТАБЛИЦА 6

Распределение числа видов подлеска, травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова по типам динамики, приуроченное к различным подкроновым пространствам, по данным 2000 г.

Типы динамики	Подлесок				Травяно-кустарничковый ярус				Моховой покров				Сообщество			
	Л	Е	ЕЛ	все	Л	Е	ЕЛ	все	Л	Е	ЕЛ	все	Л	Е	ЕЛ	все
C	0	2	2	4	4	5	5	7	2	5	6	8	10	12	13	19
A	5	5	6	6	7	7	8	8	3	5	4	5	15	17	18	19
B	0	0	0	0	6	7	6	8	2	2	2	2	8	9	8	10
D	0	0	0	0	4	4	5	5	3	3	3	4	7	7	8	9
E	0	2	0	2	1	1	1	2	0	0	5	5	1	3	5	9
Сумма	5	9	8	12	22	24	24	30	10	15	20	24	37	48	52	66

Вернемся к исходному вопросу: в какой мере повышение интенсивности взаимодействий между растениями разных видов, образующих верхний полог сообщества оказывает воздействие на видовой состав нижних ярусов сообщества. Корни соседних с оконтуренными площадками крупных деревьев могут проникать на эти оконтуренные участки, а их кроны способны затенять растения, произрастающие на этих участках. Оконтуренные особи ели и липы, выходящие в верхний полог сообщества, естественно, взаимодействуют с соседними растениями. Это относится к тем растениям, которые произрастают под их кронами, так и к тем, которые, как и они, образуют верхний полог. Вместе с тем деревья, произрастающие на участках Е и Л, находятся на расстоянии от крупных особей верхнего полога, по меньшей мере вдвое превышающим расстояние между оконтуренными особями ели и липы на площадках ЕЛ. Тем самым, на площадках ЕЛ, по-видимому, мы имеем более интенсивные межвидовые взаимодействия между взрослыми экземплярами ели и липы, чем те, которые испытывают аналогичные экземпляры ели и липы на участках Е и Л, удаленных от ближайших соседей верхнего полога на вдвое большее расстояние. Можно не принимать идею о повышении интенсивности взаимодействий между взрослыми особями ели и липы на участках ЕЛ по сравнению со взаимодействиями, которые испытывают взрослые особи ели и липы с участков Е и Л. Но трудно отрицать, что в пределах площадок сближенных пар ЕЛ размеры (табл. 2) и соответственно вес елей и лип приблизительно равны весу елей и лип с площадок Е и Л. Поэтому общая биомасса древостоя на участках ЕЛ приблизительно вдвое превосходит биомассу елей или лип на площадках Е и Л, что оказывает влияние и на скорость потребления минеральных веществ почвы, и на аккумуляцию солнечной энергии. Кроме этого, в пределах участков сближенных пар наблюдалось пониженное содержание углерода в почве (табл. 3). Методика исследования, принятая в данной работе, не раскрывает всех факторов, влияющих на распределение обилия и характер динамики видов нижних ярусов сообщества в условиях повышения интенсивности межвидовых взаимодействий между особями I яруса сообщества. Она нацелена на проверку гипотезы об изменении обилия популяций нижних ярусов сообщества при повышении интенсивности взаимодействий особей, образующих верхний полог сообщества.

Сходство по Съеренсену флористических составов с участков Е и Л равно 63 %, с участков Л и ЕЛ — 59, с участков Е и ЕЛ — 54 %. Число видов, произрастающих под кронами лип с участков Л, постоянно ниже числа видов с других участков. Число видов на участках ЕЛ не менее числа видов на участках Е (табл. 6).

ТАБЛИЦА 7

Список видов с дифференцированным обилием по различным подкроновым пространствам Е, Л, ЕЛ

Виды	Тип	H_0	H_1	Предпочтение	Соотношения
Picea abies	A	—	+	Л	Л ≻ ЕЛ ≍ Е
Viburnum opulus	A	+	—	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≍ Е
Stellaria holostea	A	—	+	Л	Л ≻ ЕЛ ≍ Е
Hepatica nobilis	A	—	+	Е	Е ≻ ЕЛ ≍ Л
Thelypteris phegopteris	C	+	—	Е	Е ≻ ЕЛ ≍ Л
Luzula pilosa	D	+	—	Е	Е ≻ ЕЛ ≍ Л
Dryopteris dilatata	B	+	+	Л, Е	Е ≍ Л ≻ ЕЛ
Trientalis europaea	A	+	+	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≻ Е
Cirsium oleraceum	A	+	—	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≻ Е
Galeobdolon luteum	B	+	—	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≻ Е
Mercurialis perennis	C	+	+	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≍ Е
Majanthemum bifolium	A	+	+	ЕЛ, Е	ЕЛ ≍ Е ≻ Л
Plagiomnium elatum	D	+	—	Л	Л ≻ Е ≻ ЕЛ
P. affine	D	+	—	ЕЛ	ЕЛ ≻ Е ≻ Л
Cirriphyllum piliferum	C	—	+	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≍ Е
Brachythecium reflexum	B	+	+	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≻ Е
B. oedipodium	B	—	+	ЕЛ	ЕЛ ≻ Л ≻ Е

Примечание. H_0 — гипотеза о равенстве частот на участках Е, Л, ЕЛ; H_1 — гипотеза о равенстве проективных покрытий или плотностей на этих участках. «+» — гипотеза отвергнута, «—» — принята на 5%-м уровне значимости.

Но у нас нет уверенности в статистической значимости этих различий. Для 17 из 66 видов сообщества из списка 2000 г. зафиксирована дифференциация их обилия по типам подкроновых пространств (табл. 7). Из 17 видов, пространственное размещение которых различалось по подкроновым пространствам, 7 монотонно увеличивали свое обилие в сообществе на временном отрезке наблюдений. Остальные виды принадлежали к группам с другим типом динамики. Виды с флуктуационным типом Е по методике выделения типов динамики не могли попасть в список табл. 7. Большинство видов из представленных в табл. 7 имело наибольшее обилие на участках ЕЛ сближенных пар. Строгое предпочтение подкроновому пространству липы (Л) оказало 3 вида из 17 и 3 вида — подкроновому пространству ели (Е). Значимая дифференциация обилия видов по типам подкроновых пространств (табл. 7) указывает на возможную зависимость их пространственного распределения от взаимного размещения крупных особей ели и липы верхнего полога сообщества.

Плотность подроста *P. abies* была в 2—3 раза выше на участках Л и на участках сближенных пар ЕЛ не уступала плотности подроста с участков Е (табл. 7). Обилие видов *Dryopteris dilatata* и *Plagiomnium elatum* постоянно уменьшалось под кронами близко произрастающих экземпляров ели и липы. Условия повышенной интенсивности взаимодействий между особями липы и ели верхнего полога благоприятно повлияли на обилие *V. opulus*, 4 видов травяно-кустарничкового яруса — *T. europaea*, *M. perennis*, *Cirsium oleraceum*, *G. luteum*, и 4 видов листостебельных мхов — *P. affine*, *Cirriphyllum piliferum*, *B. reflexum*, *B. oedipodium*.

Выделение видов, пространственное размещение которых детерминировано разнообразными факторами, не противоречит существованию видов с флуктуационным типом динамики и лишенном регулярности пространственного распределения обилия (Александрова, 1961; Василевич, 1963). Отсутствие регулярности в пространственном распределении популяций с флуктуационной динамикой можно трактовать как случайное равномерное по пространству распределение, иезависимое от распределения плотности других видов или иных факторов. Убедимся, что этому свойству удовлетворяет размещение 2 видов подлеска с флуктуационной динамикой — *Frangula alnus* и *Ribes nigrum* — по 3 различным участкам Е, Л и ЕЛ. Эти виды подлеска были встречены только под кронами елей на участках Е. В качестве нулевой гипотезы примем гипотезу о независимости размещения этих 2 видов от типа оконтуренных участков. Тем самым предполагаем равные возможности для размещения каждого из этих видов на любом из 3 участков. Число различных размещений 2 видов, однократно встретившихся в наблюдениях, по 3 различным участкам равно 9. Если каждое из этих размещений равновозможно, то вероятность расположения 2 видов на одном типе участков равна 3/9 (Феллер, 1967 : 49—55). Следовательно, гипотеза о независимости распределения этих 2 видов от типа оконтуренных площадок подтверждается. Динамика 2 видов травяно-кустарничкового яруса — *Asarum europaeum* и *Lycopodium annotinum* — также отнесена к флуктуационному типу. Один из них встретился только в подкроновом пространстве липы (Л), а другой на участке Е. Если каждое размещение этих двух видов равновозможно, то вероятность их размещения на 2 из 3 различных участков равна 6/9. Вероятность полученного наблюдения достаточно велика. Поэтому для этих 2 видов травяно-кустарничкового яруса принимаем гипотезу о независимости их распределения от типа участка.

Все виды листостебельных мхов с флуктуационпым типом динамики — *Brachythecium rutabulum*, *Polythrichum commune*, *P. longisetum*, *Rhytidiadelphus squarrosus* и *Hypnum pallescens* — были сосредоточены под кронами сближенных пар ЕЛ и не обнаруживали своего присутствия под кронами елей (Е) и лип (Л). Можно ли считать этот факт следствием случайного стечеиия обстоятельств? Суммарное проективное покрытие листостебельных мхов с флуктуационным типом динамики под кронами сближенных пар ЕЛ составляло 0.3 ± 0.1 % (n = 21). Под кронами елей на участках Е и лип на участках Л мхи с флуктуационным типом динамики полностью отсутствовали. Гипотезу о равенстве суммарного проективного покрытия мхов с флуктуационным типом динамики на всех 3 участках (n = 68) отвергаем на 1%-м уровне значимости ($F = 6.13$).

Если размещение растений данного вида не зависит от взрослых особей верхнего полога сообщества и не имеет какой-либо закономерности, то естественно предполагать равную вероятность 1/3 их появления на каждом из 3 оконтуренных участков. Число размещений 5 различных видов, встретившихся в наблюдениях по одному разу, по 3 различным участкам составляет $3^5 = 243$ (Феллер, 1967 : 49—55). Если каждое из этих размещений равновозможно, то вероятность того что на 2 участках не будет отмечено ни одного из видов будет $3/3^5 = 1/81$. Эта вероятность меньше $2 \cdot 10^{-2}$. Следовательно, на 5%-м уровне значимости отвергаем гипотезу о случайности размещения 5 видов мхов на одном типе участков ЕЛ. Альтернативой случайности размещения этих 5 видов только на участках сближенных пар ЕЛ может служить гипотеза об инициации флуктуационной динамики этих 5 видов листостебельных мхов при повышении интенсивности межвидовых взаимодействий между крупными экземплярами ели и липы, образующими верхний полог сообщества.

Флуктуационная динамика *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Asarum europaeum* и *Lycopodium annotinum*, размещение которых по различным подкроновым пространствам было случайным, по-видимому, могла определяться случайными возмущениями. Вместе с тем в математических моделях популяций обнаружено очень сложное, нерегулярное поведение, причина которого лежит вне влияния случайных возмущений (Свирежев, 1987). Нерегулярное, ничем не отличающееся от стохастического, но не связанное со случайными возмущениями и обусловленное исключительно детерминированными факторами поведение популяций, получило название хаотического. По-видимому, флуктуационная динамика листостебельных мхов *Brachythecium rutabulum*, *Polythrichum commune*, *P. longisetum*, *Rhytidiadelphus squarrosus* и *Hypnum pallescens*, размещение которых исключительно под кронами сближенных пар не было случайным, может быть отнесена к хаотической.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 3.

Василевич В. И. Статистический подход в геоботанике // Геоботаника. 1963. Т. 15.

Гроссет Г. Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1967. Т. 72. С. 47—76.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территорий бывшего СССР // Биол. журн. Arctoa. М.. 1992. Т. 1 (1—2). С. 1—86.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969а. 335 с.

Карпов В. Г. Экспериментальный анализ механизмов конкуренции между елью (*Picea excelsa*) и дубом черешчатым (*Quercus robur*) в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги / Под ред. В. Н. Сукачева и В. Г. Карпова. Л., 1969б. С. 80—105.

Карпов В. Г. Структура и смены еловых лесов бореального и неморального типов в экспериментальном освещении // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии / Отв. ред. Б. А. Тихомиров. Л., 1973. С. 88—102.

Карпов В. Г. Синэкологический анализ борьбы за существование в биогеоценозах еловых лесов // Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. 1. Вопросы лесной генетики и фитоценологии. М., 1983. С. 32—74.

Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.. 1987. 366 с.

Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщения института леса. 1953. Вып. 1. М., С. 5—44.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л., 1983. 318 с.

Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М., 1967. 498 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

SUMMARY

The dynamics of species in the lower layer of the lime-spruce forest (of the Piceeta composita group) is discussed.

УДК 630.231 : (571.54) : 582.475.4 (252.5)
Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© В. И. Воронин, Т. Б. Размахнина

ARTEMISIA RUTIFOLIA (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ ИНДИКАТОР ДОЛГОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АТМОСФЕРНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

V. I. VORONIN, T. B. RAZMAKHNINA. *ARTEMISIA RUTIFOLIA (ASTERACEAE)*, A NEW INDICATOR OF LONG-TERM DYNAMICS OF ATMOSPHERIC HUMIDIFYING

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова 132, а/я 1243
E-mail: bioin@sifibr.irk.ru

Поступила 27.07.2004
Окончательный вариант получен 03.02.2005

В Западном Забайкалье обнаружена популяция высоковозрастных экземпляров полыни рутолистной (*Artemisia rutifolia* Stephan ex Sprengel). Четко выраженные годичные слои древесины позволяют исследовать динамику радиального прироста. Установлена высокая корреляция ширины годичных слоев полыни с атмосферными осадками апреля и июня—июля. Выявлена 30-летняя цикличность радиального прироста полыни и определены экстремально засушливые периоды в прошлом веке, зафиксированные годичными слоями (1919—1920, 1950—1951 и 1980—1981 гг.). Обнаружено значительное снижение интенсивности прироста в последние десятилетия, связанное с частой повторяемостью засух в этом регионе.

Ключевые слова: полынь рутолистная, структура древесины, древесно-кольцевые хронологии, атмосферное увлажнение, цикличность радиального прироста.

Летом 2003 г. при исследовании современного состояния контактной зоны «лес—степь» в лесостепном участке Западного Забайкалья в долине р. Селенга нами была обнаружена популяция полыни рутолистной. Сам по себе этот факт не является чем-то выдающимся. Упоминание об *Artemisia rutifolia* как об одном из интересных и необычных для плакоров виде уже встречается у М. А. Рещикова (1961). Полынь была найдена им во время работы в Забайкалье у пос. Стрелка. Возраст отдельных экземпляров достигал 80—90 лет.

Интерес представляет использование нами этого растения как носителя информации, регистратора тех климатических факторов, которые оказывают определяющее влияние на состояние степных ценозов.

Большинство рядов инструментальных наблюдений для данного региона малочисленны и коротки (до 60 лет). Длительными рядами (более 100 лет) располагают единичные станции, расположенные в крупных городах и значительно удаленные от района исследований. К тому же эти данные не позволяют с уверенностью судить о естественных изменениях климата, так как содержат антропогенные «шумы» (Андреев, 2001). Становится необходимым привлечение косвенных информационных источников, являющихся экосистемными элементами, для реконструкции динамики климатических факторов территории и оценки их влияния на экосистему. По мнению В. С. Николаевского (2002 : 7), «оценивать состояние природных экосистем в условиях постоянно изменчивой техногенной нагрузки и погодно-климатических условий можно только по параметрам самих экосистем».

В этом случае, прежде всего, используют данные радиального прироста хвойных деревьев, имеющие многовековую протяженность. Однако в степных районах, где нет деревьев, необходимо привлечение других информационных источников. Поэтому использование в этом качестве полукустарников и многолетних трав представляет значительный научный интерес. Ведь кроме исследованной нами полыни рутолистной в степных районах Забайкалья встречаются и многолетние травянистые растения, которые, в принципе, также могут быть использованы как носители климатической информации. Так, возраст пижмы *Tanacetum sibiricum*, обнаруженной Г. И. Галазием (1954) в степи Забайкалья, был определен им в 116 лет.

Важными представлялись следующие вопросы. 1) Имеет ли динамика ширины годичных колец полыни значимую связь с динамикой основных климатических факторов? 2) Насколько сопоставимо воздействие климатических факторов на динамику прироста древесных растений с таковым, выявленным по приросту полыни рутолистной, произрастающей в степных участках? 3) Имеют ли деревья и полукустарники сходную или различную ритмику прироста?

Ответы на эти вопросы послужили целью наших исследований.

Материал и методика

Исследования контактной зоны «лес—степь» были проведены в лесостепном участке Западного Забайкалья в долине р. Селенга (Республика Бурятия, урочище Зуй-Сутой, 51°28′ с. ш., 106°85′ в. д.).

Обнаруженные нами в урочище Зуй-Сутой экземпляры полыни рутолистной представляют собой полукустарники с хорошо развитым древесным стеблем высотой до 1 м и диаметром у основания ствола до 12—14 см. Произрастают они локально на небольшой сопке (гора Суслиха) на каменистом субстрате. Среди них можно найти отдельные особи, ствол которых не поражен гнилью, и поэтому вполне пригоден для отбора поперечных спилов. Возраст наиболее старого экземпляра, отобранного нами для анализа годичного прироста, составил 96 лет. Вполне вероятно, что можно обнаружить и более высоковозрастные экземпляры, но вряд ли они будут старше 100 лет. Оценка влияния климатических факторов (температуры воздуха и атмосферного увлажнения) на степной ценоз впервые была произведена по динамике радиального прироста *Artemisia rutifolia*. Были отобраны поперечные спилы 7 различных экземпляров полыни, пригодные для изучения динамики радиального прироста, возраст которых находился в пределах от 28 до 96 лет. Измерения ширины годичных колец проводили на полуавтоматической установке LINTAB V-30 с точностью до 0.01 мм.

Измерение ширины годичных слоев полыни производили в направлении наибольшего прироста. При таком способе измерения пропуск годичных колец — явление исключительно редкое и, кроме того, в случае формирования не полного кольца, а только его сегмента, нарастание последнего происходит в сторону наибольшего прироста (Ловелиус, 1979). Для определения сходства динамики ширины годичных колец, выявления ложных и выпадающих годичных колец все полученные серии были перекрестно датированы методом графической датировки с применением программного пакета TSAP-V 3.5 (Rinn, 1996). После этого была осуществлена индексация абсолютных значений прироста в программном пакете «DPL-1999» для исключения возрастного тренда. Данные динамики прироста у отдельных экземпляров были объединены в стандартную обобщенную хронологию, сглаженную 5-летней скользящей средней для устранения ежегодных флуктуаций прироста, которая отражает динамику радиального прироста популяции полыни в целом.

Расчет и анализ функции отклика выполнены в программных пакетах DPL-99 (программа RESPO) и «STATISTICA V.5.5». Процедуру оценки функции отклика проводили по расчетам корреляции между индексами прироста и ежемесячными значениями температуры воздуха и осадков за период с сентября предыдущего года по сентябрь текущего года (всего 26 переменных). Для оценки зависимости изменчивости прироста деревьев от разных факторов использован метод главных компонент посредством разложения корреляционной матрицы по ортогональным функциям. Методом наименьших квадратов находилась регрессионная зависимость выявленного значимого климатического фактора от столбцов корреляционной матрицы.

Анализ частотно-временной структуры обобщенных данных проведен методом прямого преобразования Фурье с оценкой полученной цикличности по значениям спектральной плотности; спектральная функция сглажена с помощью окна (весов) Хэмминга. Расчеты по спектральному анализу выполнены в программном пакете «STATISTICA V.5.5».

Установление корреляционных связей с динамикой прироста сосны, произрастающей в непосредственной близости, также выполнялось в этом программном пакете. Оценка достоверности этих связей производилась по критерию Стьюдента (t).

Результаты и обсуждение

Как было установлено ранее, произрастание деревьев в районе исследования контролируется преимущественно атмосферным увлажнением (Андреев, 2001; Глызин и др., 2003). Анализ коэффициентов регрессии между индексами прироста дендрохронологического ряда по сосне (*Pinus sylvestris* L.) и средними значениями температуры воздуха и осадков за отдельные месяцы (с сентября предыдущего по август текущего года) показал, что прирост сосны отрицательно реагирует на повышение средней месячной температуры летних месяцев. Значимые (при уровне достоверности 0.95) отрицатеьные связи прироста сосны выявлены с температурой воздуха июня—июля текущего года (Глызин и др., 2003). Этот факт был уже ранее установлен и объясняется увеличением дефицита влаги в почве и воздухе при высоких температурах (Андреев и др., 1999). Связь радиального прироста сосны с количеством осадков положительна и ярче выражена. Статистически значимые связи обнаруживаются с увеличением осадков в июне и июле.

Выделенные наиболее значимые циклы в динамике прироста сосны составляют 27—35, 10, 7, 6 лет (Андреев, 2001; Глызин и др., 2003) и 50 лет (Глызин и др., 2003).

Древесина отобранных нами образцов очень плотная, поверхность ее зачищается скальпелем с трудом. Слои годинного прироста выделяются четко (см. таблицу-вклейку). Хорошо различаются зоны ранней и поздней древесины. В зоне ранней древесины клетки имеют большие просветы и тонкие стенки, в зоне поздней древесины — меньшие просветы и толстые стенки. По периферии ствола присутствует достаточно толстый слой коры (1—1.5 см). Морфологически поверхность среза древесины дифференцирована на ядровую (буро-коричневого цвета) и заболонную часть (зеленовато-белого цвета), включающую от 3 до 5 слоев годичного прироста. На таблице-вклейке последняя выглядит как узкая белая полоса между ядровой древесиной и корой. У некоторой части особей живым остается только сектор ствола (так называемый «ремень»), составляющий в большинстве случаев 50—70 % от его общего объема, в сторону которого и происходит ежегодный радиальный прирост древесины. Для своих исследований мы отбирали спилы с экземпляров, имеющих неповрежденный гнилью ствол.

В результате измерения ширины годичных колец отдельных экземпляров полыни были получены сведения о динамике прироста по годам. После перекрестной

Статистические показатели обобщенной динамики прироста у полыни рутолистной

Период, годы	K_s	SNR	σ, %	AC		R	Доли дисперсии, объясненные главными компонентами, %			ΣPC_{1-3}, %
				Or1	Or2		PC_1	PC_2	PC_3	
1909—2003	0.35	4.6	0.31	0.37	−0.2	0.68	0.59	0.25	0.09	0.93

Примечание. K_s — коэффициент чувствительности, SNR — отношение «сигнал—шум», σ — среднее квадратичное отклонение, AC — автокорреляция (OR_1 — первого, OR_2 — второго порядков); R — межсериальный коэффициент корреляции, $PC_{1,\ 2,\ 3}$ — главная компонента, ΣPC_{1-3} — сумма трех главных компонент.

датировки была создана обобщенная модель динамики ширины годичных колец у полыни (см. таблицу).

Полученная обобщенная динамика ширины годичных колец полыни характеризуется достаточно высоким коэффициентом чувствительности (0.35), что свидетельствует о значительном влиянии на изменчивость прироста полыни климатических факторов. Серия колец считается чувствительной, если средний коэффициент чувствительности превышает 0.3 (Methods..., 1990). Значимы и величины среднеквадратичного отклонения (0.31). При значении среднеквадратичного отклонения выше 20 % временной ряд считается пригодным для дендроклиматического анализа (Methods..., 1990).

Высокие межсериальные коэффициенты корреляции (0.68) показывают синхронность в ответе отдельных экземпляров полыни на изменение климатических условий, что и явилось основанием для объединения индивидуальных данных в обобщенные. Отношение «сигнал—шум» (4.6) свидетельствует о том, что обобщенная динамика ширины годичных колец содержит значительную составляющую изменчивости, объясняемую внешними условиями, а не возрастными или физиологическими компонентами. Низкие значения автокорреляции первого и второго порядков показывают, что радиальный прирост полыни в большей степени зависит от условий текущего года, нежели предыдущего.

Уже первые результаты, полученные нами, говорят о перспективности полыни как индикатора внешних факторов, воздействующих на степной ценоз. В частности, при расчете функций отклика радиального прироста полыни на действие температуры воздуха и атмосферного увлажнения нами были получены статистически значимые коэффициенты корреляции с количеством осадков в апреле ($r = 0.38$, $p < 0.01$, $t = 4.0_{2.62}$) и июне—июле ($r = 0.67$, $p < 0.01$; $t = 8.8_{2.62}$; метеоданные гидрометеостанции Улан-Удэ) (рис. 1). Доля дисперсии, объясненная первой главной компонентой, т. е. атмосферным увлажнением, составляет 59 %. Таким образом, большая часть изменчивости прироста полыни обусловливается ранневесенними осадками и осадками первой половины вегетационного периода. Полученная картина принципиально не отличается от таковой для сосны. Единственное отличие составляет связь прироста полыни с увлажнением апреля. Вероятно, в древостое снеговой покров сохраняется в большей степени, чем на открытых степных участках, и поэтому в начальный период роста сосна не испытывает дефицита увлажнения. Он начинает проявляться лишь в начале лета. К тому же у полыней — растений с летним периодом покоя — максимум фотосинтеза отмечается в весенний период (Захарьянц и др., 1971).

Существенным для полыни является практически полное отсутствие связи динамики радиального прироста с температурой воздуха. В отличие от сосны она более адаптирована к действию высоких температур в летний период. Жесткое ли-

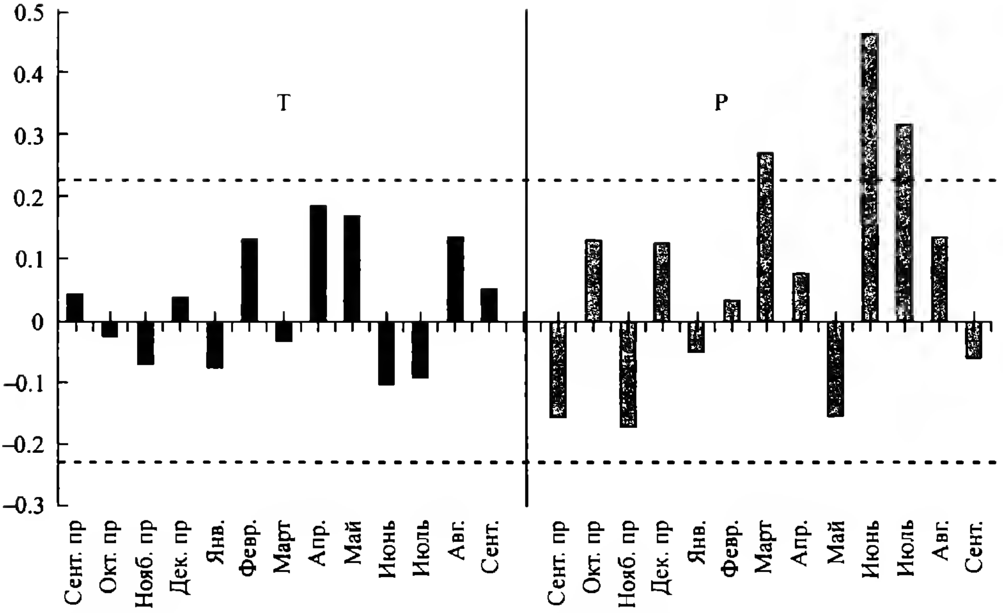


Рис. 1. Функции отклика радиального прироста полыни рутолистной на температуру воздуха (Т) и атмосферное увлажнение (Р).

По оси ординат — коэффициенты корреляции. Пунктиром показан доверительный интервал.

митирование радиального прироста осуществляется исключительно атмосферным увлажнением, преимущественно в первой половине вегетационного сезона. Высокие температуры летних месяцев могут оказывать косвенное влияние, поскольку ускоряют процессы иссушения почвы.

При анализе спектральной плотности был выделен один наиболее значимый цикл с высокой амплитудой, проявившийся полностью 2 раза за рассматриваемый временной период и составляющий 31 год, что практически совпадает с ранее выделенным циклом прироста сосны (Андреев, 2001; Глызин и др., 2003) (рис. 2).

Два других выделенных нами цикла (7.8 и 2.8 лет), относящиеся к высокочастотному спектру, оцениваются много меньшей спектральной плотностью и имеют, по всей вероятности, неклиматическую природу.

Учитывая тот факт, что наиболее значимый цикл, выделенный для радиального прироста полыни, совпадает по периоду с таковым для сосны, а также то, что прирост обоих растений практически одинаково реагирует на атмосферное увлажнение, можно заключить, что динамика прироста полыни рутолистной содержит информацию об изменении количества осадков, выпадающих в этом регионе, преимущественно в первой половине вегетационного сезона. Экстремально низкие значения прироста полыни, индуцирующие аномально засушливые летние периоды, пришлись в прошлом веке на 1919—1920, 1950—1951 и 1980—1981 гг. По данным гидрометеостанции Улан-Удэ, количество осадков июня—июля в эти годы снижалось в 3—4 раза по сравнению со средними многолетними значениями, причем большее снижение наблюдалось в июне. Снижение количества осадков сопровождалось значительным ростом температуры весенних и летних месяцев.

Такие же экстремально засушливые периоды выделены С. Г. Андреевым (2001) по радиальному приросту сосны. При этом он отметил, что на протяжении прошло-

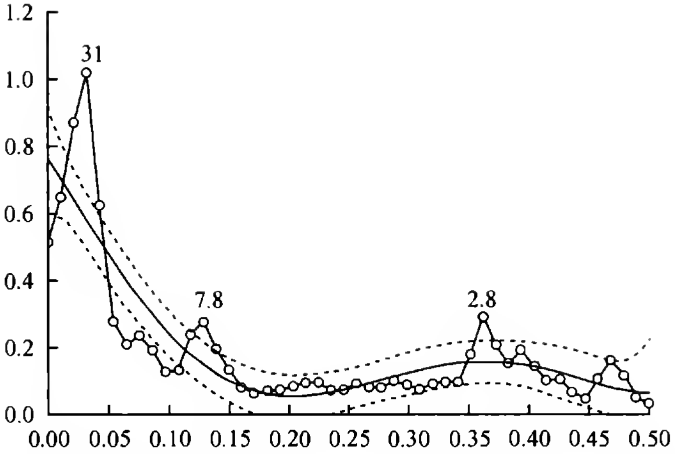


Рис. 2. Спектральная плотность обобщенной динамики радиального прироста полыни рутолистной.

Пунктиром показан доверительный интервал, цифрами — периодичность циклов в годах.

го века наметилась тенденция уменьшения длительности влажных периодов с 30 до 25 лет, хотя из наших данных этого не следует. Тем не менее, если принять эту тенденцию во внимание и учитывать тот факт, что последний экстремально засушливый период был в 1980—1981 гг., можно предположить, что в 2008—2010 гг. вполне реально наступление значительного снижения увлажненности территории Западного Забайкалья.

Сравнение дендрохронологии по сосне (Глызин и др., 2003), произрастающей в нескольких километрах от местообитания полыни, показало их близкое сходство. Коэффициент корреляции равен 0.41 ($p < 0.01$; $F = 4.5_{2.62}$) при использовании в анализе абсолютных значений и возрастает до 0.57 ($p < 0.01$; $t = 6.8_{2.62}$) после их индексации (рис. 3). Это означает, что полученные для полыни результаты вполне сравнимы с данными по деревьям. В контактной зоне «лес—степь» и деревья, и полукустарники имеют сходную ритмику прироста, обусловленную общим лимитирующим фактором — атмосферным увлажнением.

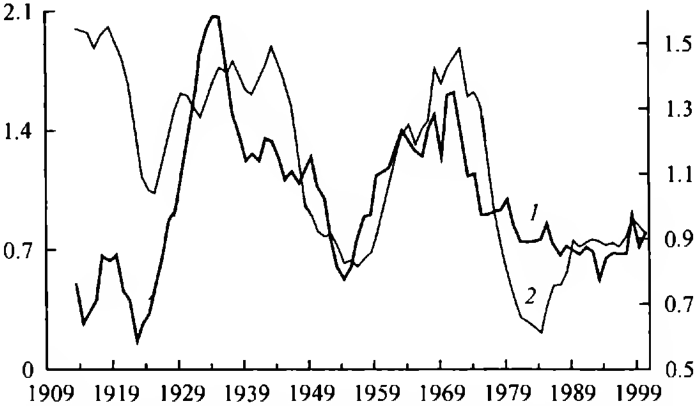


Рис. 3. Кривая динамики радиального прироста сосны обыкновенной и полыни рутолистной в Западном Забайкалье, сглаженная 5-летней скользящей средней.

По основной оси ординат — индексы прироста сосны, по вспомогательной — полыни; 1 — динамика радиального прироста полыни, 2 — сосны.

Обращает на себя внимание значительное сокращение радиального прироста в последние десятилетия как у сосны (в 2 раза по сравнению со средним уровнем), так и у полыни (в 1.3 раза). На этот период пришлась серия засушливых лет 1984, 1990, 1992—1993, 1997, 2000, 2003 гг., когда по данным гидрометеостанции Улан-Удэ количество осадков в июне снижалось в 2—3 раза, против среднемноголетних значений (1984, 1990, 1992—1993, 2003 гг.), а температура воздуха в июне—июле была выше во все указанные годы на 15—20 %. В дополнение к этому, начиная с 1985 г. среднемесячная температура апреля перешла в область положительных значений, и по этой причине снеговой покров стал исчезать раньше, что увеличило продолжительность засушливого весеннего периода.

Выделенные засушливые периоды зафиксированы в радиальном приросте полыни и сосны узкими годичными кольцами. Как и ожидалось, больший урон в этой ситуации понесла сосна, поскольку помимо лимитирующего влияния атмосферного увлажнения она испытывает и прямое негативное воздействие высоких температур в июне—июле. На полынь же последний фактор оказывает лишь косвенное влияние. Тем не менее прирост древесины в последние десятилетия довольно значительно снизился у обоих растений. Воздействие водного дефицита вызывает снижение относительной скорости роста и ухудшение энергетического баланса, т. е. увеличение доли дыхания от гроссфотосинтеза (Рахманкулова и др., 2001). Так, для сосны установлено, что в условиях почвенной засухи и высокой температуры в летний период дневное поглощение CO_2 снижается на 30—50 %. Потери фотосинтеза из-за его депрессии могут достигать значительной величины (Суворова и др., 2002). В благоприятных условиях на прирост надземных органов у сосны используется 32—38 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода (Щербатюк и др., 2001). В экстремальные по погодным условиям годы затраты на прирост снижаются.

Выводы

1. Анализ динамики радиального прироста полыни рутолистной, произрастающей в контактной зоне «лес—степь» в Западном Забайкалье, показал высокую чувствительность этого растения, к влиянию климатических факторов и, прежде всего, к изменению атмосферного увлажнения в апреле и в июне—июле. Значимых связей с температурой воздуха не обнаружено.
2. Выделена преобладающая 30-летняя цикличность динамики радиального прироста полыни, обусловленная изменчивостью атмосферного увлажнения. Ранее подобная цикличность была установлена для динамики прироста сосны, произрастающей в данном регионе. В контактной зоне «лес—степь» и деревья, и полукустарники имеют сходную ритмику прироста, обусловленную общим лимитирующим фактором — атмосферным увлажнением.
3. Установлено значительное сокращение величины радиального прироста в последние десятилетия как у сосны (в 2 раза по сравнению со средним уровнем), так и у полыни (в 1.3 раза по сравнению со средним уровнем). Это вызвано частой повторяемостью засух в данный период.

Благодарности

Считаем своим приятным долгом выразить благодарность С. Г. Казановскому и А. А. Киселевой (СИФИБР СО РАН) за помощь в определении *Artemisia rutifolia.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев С. Г., Ваганов Е. А., Наурзбаев М. М., Тулохонов А. К. Регистрация годичными кольцами сосны многолетних колебаний атмосферных осадков, стока реки Селенги и уровня озера Байкал // ДАН СССР. 1999. № 3. С. 400—403.

Андреев С. Г. Изменчивость режима увлажнения степной зоны Западного Забайкалья по геоэкологическим данным (пространственно-временной анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2001. 23 с.

Галазий Г. И. Некоторые данные о длительности жизни пижмы (*Tanacetum sibiricum*) и прострела (*Pulsatilla turczaninowii*) // Бот. журн. 1954. Т. 89. № 6. С. 98—102.

Глызин А. В., Размахнина Т. Б., Корсунов В. М. Дендрохронологические исследования в контактной зоне «лес—степь» как источник информации о ее динамике // Структура и функционирование экосистем Байкальской Сибири. Улан-Удэ, 2003. С. 28—30.

Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С., Алексеева Л. Н., Ошанина Н. П. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкумов. Ташкент, 1971. 263 с.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л., 1979. 230 с.

Николаевский В. С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. Пушкино, 2002. 220 с.

Рахманкулова З. Ф., Мукминова Г. Х., Усманов И. Ю. Оценка адаптационных затрат на основе анализа изменений роста и составляющих дыхания у растений с разной устойчивостью к водному стрессу // Вестн. Башкирск. ун-та. 2001. № 2 (1). С. 71—73.

Рещиков М. А. Степи Западного Забайкалья // Тр. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. 1961. Вып. 34. С. 32—90.

Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 99—109.

Щербатюк А. С., Суворова Г. Г., Гуськова Т. М. Продуктивность фотосинтеза и прирост биомассы надземных органов у хвойных Предбайкалья // Дендрологические исследования в Байкальской Сибири. Иркутск, 2001. С. 45.

Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences / Ed. by E. R. Cook. L. A. Kairjukstis. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht—Boston—London, 1990. 394 p.

Rinn F. TSAP version 3.5. Reference manual // Computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg. 1996. 264 p.

SUMMARY

A population of long-lived plants of *Artemisia rutifolia* Steph. ex Spreng. is found in the Western Transbaikalia (51°28′ N, 106°85′ E). Some specimens reach up to 1 m high and 12—14 cm in diameter of the trunk base. Clearly distinct annual rings of wood allow studying of the annual wood growth. High correlation of the ring wigth in *A. rutifolia* plants with precipitation in April and June—July is established. The similarity between the annual ring series of the sage-brush and pine growing in the same area ($R = 0.57$; $p < 0.01$) is established. 30-years cyclicity of the radial growth layers in *A. rutifolia* is revealed, and extremely droughty periods in the last century are determined, as indicated by the annual rings (1919—1920, 1950—1951 and 1980—1981). The significant decrease of the annual growth of wood during last decades is revealed, and its connection with frequent droughts in the region is established.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.2

© И. В. Татанов

РОД *BOLBOSCHOENUS* (*CYPERACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

I. V. TATANOV. THE GENUS *BOLBOSCHOENUS* (*CYPERACEAE*)
IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: itatanov@yandex.ru

Поступила 04.05.2005

Приводится таксономический обзор рода *Bolboschoenus* во флоре Кавказа, включающий 4 вида: *B. glaucus*, *B. maritimus* с 2 разновидностями — var. *maritimus* и var. *compactus*, *B. planiculmis* и *B. popovii*. Виды принадлежат к 2 секциям и 4 подсекциям. Дан ключ для определения видов; приведены сведения об экологии и географическом распространении.

Ключевые слова: *Bolboschoenus*, *Cyperaceae*, Кавказ, распространение.

В статье отражены результаты критического изучения рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla во Флоре Кавказа. Исследование было предпринято в связи с подготовкой обработки сем. *Cyperaceae* для второго тома издания «Конспект флоры Кавказа». В работе были использованы материалы гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), С.-Петербургского государственного университета (LECB), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHA), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) и Московского педагогического государственного университета (MOSP).

Самая последняя обработка рода *Bolboschoenus* флоры Кавказа, выполненная Т. В. Егоровой (1991), содержит 2 вида и 3 разновидности: *B. maritimus* (L.) Palla var. *maritimus*, var. *compactus* (Hoffm.) Egorova и var. *macrostachys* (Willd.) Egorova и *B. popovii* Egorova. Егоровой и мной (Егорова, Татанов, 2002) было установлено, что растения, приведенные ею (Егорова, 1991) как var. *maritimus* частично и var. *macrostachys* полностью, принадлежат *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith — виду, описанному из Западной Африки, прежде не приводившемуся для флоры Кавказа. Кроме того, нами (Егорова, Татанов, 2003) были выявлены образцы, принадлежащие виду *B. planiculmis* (F. Schmidt) Egorova, также не отмечавшемуся ранее для данного региона.

Представленный обзор рода *Bolboschoenus* флоры Кавказа включает 4 вида, к которым кроме указанных выше *B. glaucus* и *B. planiculmis*, относятся *B. maritimus* с 2 разновидностями — var. *maritimus* и var. *compactus*, — и *B. popovii*. Виды расположены по разработанной мной (Татанов, 2004б) системе рода. Дан ключ для определения видов. При всех таксонах приводятся номенклатурные цитаты и указывается тип, при видах — данные об экологии и географическом распространении. Распространение видов дается по ботанико-географическим районам, предложенным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991) и принятым в издании «Конспект флоры Кавказа» (2003).

Genus *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla, 1905, in Hallier u. Brand, Koch's Syn. Deutsch. Schweiz. Fl., 3 Aufl., 3 : 2531. — *Scirpus* L. α. *Bolboschoenus* Aschers., 1864, Fl. Brand. 1 : 753.

Typus: *Scirpus maritimus* L. (= *B. maritimus* (L.) Palla).

Род включает 14 видов, распространенных в умеренных, субтропических и отчасти тропических областях обоих полушарий (Татанов, 2004б).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *BOLBOSCHOENUS*

1. Соцветие зонтиковидное, с (2)5—8(12) лучами (1)2—7(8) см дл., несущими на концах по (1)3—9(10) скученных в пучки колосков. Рылец 3. На поверхности плодов не видны очертания клеток экзокарпия; на поперечном срезе плодов[1] клетки экзокарпия мелкие, едва различимые. Околоцветные щетинки при плодах сохраняющиеся . . . . 1. *B. glaucus*.

+ Соцветие головчатое, состоящее из одного или 2—3 сидячих или расположенных на сильно укороченных лучах, пучков колосков, либо соцветие зонтиковидное, с 1—3(4) лучами 1—2.5(3.5) см дл., несущими по (1)2—3(5) скученных в пучки колосков. На поверхности плодов отчетливо видны очертания полигональных клеток экзокарпия, похожие на медовые соты; на поперечном срезе плодов клетки экзокарпия крупные, хорошо различимые, вытянутые в радиальном направлении. Околоцветные щетинки при плодах опадающие . . . . 2.

2. Соцветие зонтиковидное или головчатое. Колосковые чешуи бурые. Рылец 2—3, либо 2 и 3 в одном и том же колоске. Плоды плосковыпуклые или выпукло-трехгранные. . . . . . 2. *B. maritimus*.

+ Соцветие головчатое. Колосковые чешуи ржаво-бурые или желтовато-беловатые. Рылец 2. Плоды двояковогнутые, посередине на обеих сторонах (редко только на одной — абаксиальной) с впадинкой, либо плосковыпуклые или неравно двояковыпуклые . . . . 3.

3. Колоски более или менее рыхлые, яйцевидные или продолговато-яйцевидные. Колосковые чешуи ржаво-бурые. Плоды (2.5)2.8—3.5(4) мм дл., двояковогнутые. Корневище с крупными, до 3.5 см в диам., клубневидными образованиями . . . . 3. *B. planiculmis*.

+ Колоски плотные, бочонковидные. Колосковые чешуи желтовато-беловатые. Плоды 2.3—2.8(3) мм дл., плосковыпуклые или неравно двояковыпуклые. Корневище с мелкими клубневидными образованиями до 1 см в диам. . . . . 4. *B. popovii*.

Sect. 1. *Browningia* Tatanov, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 86.

Typus: *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith.

Subsect. 1. *Glauci* Tatanov, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 87.

Typus: *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith.

1. *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith, 1995, Novon 5 : 101; Kukkonen, 1998, in Rech. f., Fl. Iran. 173 : 21; Егорова и Татанов, 2002, Новости сист. высш. раст. 34 : 39; Татанов, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 87. — *Scirpus glaucus* Lam., 1791, Tabl. Encycl. Méth. Bot. 1 : 142. — *S. macrostachys* Willd., 1809, Enum. Pl. Horti Bot. Berol. 1 : 78 («*macarostachys*»), nom. illeg., non *S. macrostachyus* Lam., 1791, nom. illeg. superfl. — *S. maritimus* var. *macrostachys* Meinsh., 1901, Тр. Петерб. бот. сада 18, 3 : 251 («*macrostachya*»). — *Bolboschoenus macrostachys* (Willd.) Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 145, comb. illeg.; Гроссг., 1940, цит. соч., изд. 2, 2 : 18; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 654; Исаев, 1952, во Фл. Азерб., 2 : 37. — *B. maritimus* (L.) Palla var. *macrostachys* (Willd.) Egorova, 1976, во Фл. европ. части СССР 2 : 94, comb. illeg.; Егорова, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 8. — *B. maritimus* subsp. *macrostachys* (Willd.) Soják, 1983, Čas. Nár. Mus. (Praha), Odd. Přír. 153 : 19, comb. illeg. — *B. maritimus* var. *cymosus* (Reichenb.) Kit Tan et Oteng-Yeboah, 1985, in Davis, Fl. Turk. 9 : 64, quoad pl., p. min. p. — *B. maritimus* var. *maritimus*: Kit Tan, 1985, in Davis, Fl. Turk. 9 : 63, p. p.; Егорова, 1991, цит. соч. : 8, p. p. — *B. maritimus* auct. non (L.) Palla: Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 : 56, p. p.; Гроссг., 1940, цит. соч. : 18, p. p.;

---

[1] Поперечный срез плода делается бритвой от руки в срединной части плода и рассматривается под бинокуляром. Срез удобно изучать, положив половинку плода на предметное стекло в углубление на пластилине.

он же, 1949, цит. соч. : 654, р. р.; В. Креч., 1941, во Фл. Груз. 2 : 352, р. р.; Исаев, 1952, цит. соч. : 352, р. р.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 119, р. р.; Kukkonen, 1998, l. c. : 18, р. р.; Ханджян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 443, р. р. et auct. mult. fl. cauc.

Описан из Западной Африки (Сенегал) («E Senegal. D. Roussilon»). Typus: «Senigal, [s. d.], [s. n.], Roussilon; herb. Lamarck N 673/14» (P, photo: Browning et al., 1998 : 478!).

По берегам рек, озер и каналов, иногда в воде, на поймениых и болотистых лугах, травяных болотах, как сорняк рисовых полей; иногда на засоленных почвах; часто образует обширные чистые заросли; до 2500 м над ур. м.

ЗП: Аз.-Куб. (зап.), З. Ставр.; **ВП:** В. Ставр. (юг: по р. Куме), Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; **ЗК:** Бело-Лаб., Уруп-Теб.; **ЦК:** В. Кум., Малк.; **ВК:** В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; **СЗЗ; ЗЗ:** Туап.-Адл. (устье р. Псоу), Абх., Инг.-Рион., Рион-Квир., Адж.; **ЦЗ:** Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; **ВЗ; ЮЗ:** Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; **Т.**

Атл. (юг), Центр. (юг), Южн., Юго-Вост. и Вост. (юг России и Украины) Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр. (зап. и южн. Монголия; Китай: Джунгария) и Южн. Азия; Сев. Америка (США, заносное); Сев., Центр. и Южн. Африка.

Данный вид для флоры Кавказа был впервые приведен Т. В. Егоровой и мной (Егорова, Татанов, 2002). До этого растения *B. glaucus* относились авторами обработок рода *Bolboschoenus* во «Флорах» и «Определителях» по территории Кавказа к произрастающему здесь виду *B. maritimus*, а иногда и к последнему, и к *B. macrostachys* (Willd.) Grossh. (Гроссгейм, 1928, 1940, 1949; Исаев, 1952), либо к *B. maritimus* (L.) Palla var. *maritimus* и var. *macrostachys* (Willd.) Egorova (Егорова, 1991; Ханджяи, 2001). Комментарии, касающиеся базионима названий *B. macrostachys* и *B. maritimus* var. *macrostachys* — *Scirpus macrostachys* Willd., были даны ранее (Егорова, Татанов, 2002).

B. glaucus габитуально сходен с *B. maritimus*, имеющим зонтиковидное соцветие (*B. maritimus* var. *maritimus*). Но в отличие от этого вида, у которого оно с 1—3(4) лучами 1—2.5(3.5) см дл., соцветие *B. glaucus* имеет (2)5—8(12) лучей (1)2—7(8) см дл. Существенные различия эти виды обнаруживают по признакам плодов, в особенности по характеру их поверхности и анатомическому строению перикарпия (Егорова, Татанов, 2002; Татанов, 2003, 2004а). У *B. glaucus* плоды тупо-трехгранные, эллипсоидальные или обратнояйцевидные, 2—2.5 мм дл., 1.3—2 мм шир., суживающиеся по направлению к верхушке, с остающимися околоцветными щетинками; на поверхности плодов под бинокулярной лупой не видны очертания клеток экзокарпия (см. ключ); на поперечном срезе плодов клетки экзокарпия мелкие, квадратные или прямоугольные (вытянутые в тангенциальном направлении), имеющие на внутренних периклинальных стенках кремнеземное тело; толщина экзокарпия в 4—5 раз меньше толщины остальной части перикарпия. У *B. maritimus* плоды выпукло-трехгранные или плосковыпуклые, широко-обратнояйцевидные или обратнояйцевидные, 2.5—3(3.5) мм дл., (1.2)1.5—2.5 мм шир., на верхушке закругленные или усеченные, с опадающими околоцветными щетинками; на поверхности плодов под бинокулярной лупой хорошо видны очертания полигональных клеток экзокарпия, похожие на медовые соты; на поперечном срезе плодов клетки экзокарпия крупные, сильно вытянутые в радиальном направлении; толщина экзокарпия в 1.5—2 раза превышает толщину остальной части перикарпия.

Обычно у *B. glaucus* колоски продолговато-яйцевидные, продолговатые или цилиндрические 1—3 см дл., 0.4—0.6 см шир., похожие на таковые у *B. maritimus*. Но в различных частях ареала *B. glaucus* встречаются образцы с удлиненно-цилиндрическими колосками 3.5—5(8) см дл. Кавказские растения с такими колосками относились либо к *B. macrostachys*, либо к *B. maritimus* var. *macrostachys* (см. выше). Вследствие того, что плоды длинноколосковых растений неотличимы от плодов типичных представителей *B. glaucus*, таким растениям не придают какого-либо таксономического ранга (Browning et al., 1998; Егорова, Татанов, 2002; Татанов, 2003).

К *B. glaucus*, по-видимому, принадлежит часть растений, отнесенных во «Flora Turkey» (Kit Tan, 1985) к разновидности *B. maritimus* var. *cymosus* (Reichenb.) Kit Tan et Oteng-Yeboah, которая, помимо Турции, приведена в этой работе также и для Кавказа (см. примечание к *B. maritimus*).

Sect. 2. *Bolboschoenus.*

Typus: generis typus.

Subsect. 2. *Bolboschoenus.*

Typus: generis typus.

2. *B. maritimus* (L.) Palla, 1905, in Hallier u. Brand, Koch's Syn. Deutsch. Schweiz. Fl., 3 Aufl., 3 : 2532; Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 : 56, p. p.; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 18, p. p.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 654, p. p.; В. Креч., 1941, во Фл. Груз. 2 : 352, p. p.; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 37, p. p.; Егорова, 1976, во Фл. Европ. части СССР 2 : 94, p. p.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 119, p. p.; Kukkonen, 1998, in Rech. f., Fl. Iran. 173 : 21, p. p.; Ханджян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 443, p. p.; Татанов, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 89. — *Scirpus maritimus* L., 1753, Sp. Pl. : 51. — *Bolboschoenus maritimus* var. *maritimus*: Kit Tan, 1985, in Davis, Fl. Turk. 9 : 63, p. p.; Егорова, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 8, p. p. — *B. maritimus* var. *cymosus* (Reichenb.) Kit Tan et Oteng-Yeboah, 1985, in Davis, Fl. Turk. 9 : 64, p. p.

Описан из Европы («Habitat in Europae litoribus maritimis»). Lectotypus (Smith, Kukkonen, 1999 : 355): «Herb. Celsius 2 : 212» (UPS). Epitypus (Smith, Kukkonen, l. c.): (Швеция) «Sweden, E. Uppland, Rosslagen, par. Börstill, 2 km W. Kollö, near Husbancka, 14 X 1995, N 9515, Ö. Nilsson» (UPS; isoepitypi B, BM, H, LE!, MO, NU, NY).

По травяным болотам, болотистым и пойменным лугам, сырым понижениям рельефа, берегам водоемов (в том числе соленых), а также морским побережьям; иногда как сорняк орошаемых полей; образует обширные заросли; до 2500 м над ур. м.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; **ЦК:** В. Кум., Малк.; **ВК:** Ассо-Арг., Ман.-Самур, Кубин.; **СЗЗ; ЗЗ:** Туап.-Адл., Абх., Адж.; **ЦЗ:** Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; **ВЗ:** Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; **ЮЗ:** Ерев., Севан., Дар., Нах.; **Т.**

Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Сев. (южн.), Юго-Зап. (Турция, север Ирака, Ирана, Афганистана и Пакистана), Ср. и Центр. (зап.) Азия; Сев. и Южн. (заносное) Африка; Сев. Америка (Канада и США, заносное).

До недавнего времени (Егорова, Татанов, 2002) от *B. maritimus* не отличали габитуально сходный с ним и широко распространенный на Кавказе вид *B. glaucus*, прежде не приводившийся во флористических сводках по данному региону, в связи с чем географическое распространение *B. maritimus* указывалось шире, чем в настоящей работе (см. также комментарии к *B. glaucus*).

B. maritimus полиморфный вид, варьирующий по структуре соцветия (зонтиковидное или головчатое), числу рылец (2—3 или 2 и 3 в одном и том же колоске) и форме плода в поперечном сечении (выпукло-трехгранные или плосковыпуклые).

Представлен на Кавказе 2 разновидностями.

a) var. *maritimus*.

Характеризуется зонтиковидным общим соцветием, состоящим из центрального соцветия, образованного пучком колосков, и 1—3(4) лучей 1—2.5(3.5) см дл., несущих на концах по (1)2—3(5) скученных в пучки колосков.

b) var. *compactus* (Hoffm.) Egorova, 1976, во Фл. Сев.-Вост. европ. части СССР 2 : 18; Егорова, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 7, p. max. p. — *Scirpus compactus* Hoffm., 1800, Deutsch. Fl. 2 : 25. — *Bolboschoenus compactus* (Hoffm.) Drob., 1913, Тр. Бот. муз. Акад. наук 11 : 92, p. p.; Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 : 57, p. p.; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 145, p. p.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 654; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 37, p. p.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 119, p. p. — *B. affinis* auct. non (Roth) Drob.: Kukkonen, 1998, in Rech. f., Fl. Iran. 173 : 17, p. p.

Описан из Европы (ист. обл. Силезия). Lectotypus (Татанов, hoc loco): [Icon] «A. J. Krocker, Flora Silesiaca ... [Tabulis aeneilluminatis illustrata, 1796 — fide Stafleu, Cowan, 1979] tab. 15».

Поскольку при описании *Scirpus compactus* Hoffm. (Hoffman, 1800) не процитировано какого-либо гербарного экземпляра, в качестве лектотипа этого вида мы выбрали рисунок, приведенный A. Krocker (1796) во «Flora Silesiaca...», на который имеется ссылка в протологе *S. compactus*.

От типовой разновидности отличается головчатым (а не зонтиковидным) соцветием, состоящим из одного или 2—3 пучков колосков, сидячих или расположенных на сильно укороченных лучах.

Обе разновидности встречаются во всех приведенных районах Кавказа, не обнаруживая какой-либо географической приуроченности, и отражают амплитуду изменчивости строения соцветия в пределах вида.

Во «Flora Turkey» помимо типовой разновидности выделяется var. *cymosus* (Reichenb.) Kit Tan et Oteng-Yeboah (Kit Tan, 1985), указываемая также и для Кавказа. Согласио авторам комбинации, данная разновидность характеризуется более мелкими колосками с каштановыми кроющими чешуями. Наши исследования показали, что указанные признаки наблюдаются также у *B. maritimus* var. *maritimus* и var. *compactus* и у *B. glaucus*. Поэтому название *B. maritimus* var. *cymosus* отнесено нами в синонимы и к *B. maritimus*, и к *B. glaucus* (см. примечание к последнему виду). Название *Scirpus koshewnikowii* Litv. ex Zinger, отнесенное во «Flora Turkey» (Kit Tan, 1985) в синонимы *B. maritimus* var. *cymosus*, является синонимом другого, редкого на Кавказе вида *B. planiculmis*, не встречающегося в Турции.

Subsect. 3. *Affines* Tatanov, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 89.

Typus: *B. affinis* (Roth) Drob.

3. *B. planiculmis* (F. Schmidt) Egorova, 1967, в Раст. Центр. Азии 3 : 20; Егорова и Татанов, 2003, Бот. журн. 88, 4 : 138; Татанов, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 90. — *Scirpus planiculmis* F. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér. 7, 12 : 190. — *Bolboschoenus compactus* auct. non (Hoffm.) Drob.: Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 : 57, p. min. p.; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 18, p. min. p.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 654, p. min. p.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 119, p. min. p. — *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla var. *compactus* auct. non (Hoffm.) Egorova: Егорова, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 8, p. min. p. — *B. maritimus* auct. non (L.) Palla: Ханджян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 443, p. min. p. (quoad pl. ex lac. Aigerlich).

Описан с Южного Сахалина (устье р. Сусуи). Lectotypus (Егорова, Татанов, 2003 : 140): о-в Сахалин, «Ssussuja Mündung auf schlammigen Boden, 10 VIII 1861, [s. n.], F. Schmidt» (LE!, cum isolectotypis). Epitypus (Егорова, Татанов, l. c.):

«Южный Сахалин, Анивский залив, около сел. Синба (Дачное), приморские плавни, 12 IX 1948, [s. n.], М. Г. Попов» (LE!).

По берегам водоемов, старицам, сырым и болотистым, часто солончаковым лугам, травяным болотам; образует заросли.

ВП: В. Ставр. (юг: близ г. Георгиевска); **ЦК:** В. Кум. (г. Ессентуки), Малк. (Кабардино-Балкария, Прохладнинский р-н, станица Солдатская); **ЗЗ:** Туап.-Адл. (Туапсинский р-н, пос. Кривенковское); **ЮЗ:** Ерев. (окр. Еревана: оз. Айгерлич); **Т** (Ленкоранский р-н, пос. Шурзок).

Центр. (юг), Южн., Юго-Вост. и Вост. (Россия: юг; Украина) Европа; Сев. (юг), Ср., Центр. (Монголия, Китай), Вост. и Юго-Вост. (Филиппины) Азия; Австралия.

B. planiculmis для территории Кавказа был впервые приведен Т. В. Егоровой и мной (Егорова, Татанов, 2003). Для ВП — окрестности г. Георгиевска, приводится по сборам XIX в. (LE !), для ЦК — г. Ессентуки, по сборам XIX в. (LE!) и для Кабардино-Балкарии по сборам Н. Л. Цепковой 2001 г. (LE!). В ЗЗ — Туапсинский р-н, был собран А. С. Зерновым и А. С. Фирсановым в 1995 г. (MOSP!). Из ЮЗ — окрестности Еревана, известен по сборам А. М. Барсегяна 1956 г. (LE!), а из Т — Ленкорань — А. Е. Боброва и Н. Н. Цвелёва 1963 г. (LE!).

Этот вид, характеризующийся компактным соцветием, габитуально сходен с *B. maritimus* var. *compactus*, имеющим такое же соцветие, в связи с чем просматривался. Оба вида в основном различаются по особенностям плода (у *B. planiculmis* плод двояковогнутый, посередине на обеих сторонах с впадинкой, а у *B. maritimus* — выпукло-трехгранный или плосковыпуклый) и числу рылец (у *B. planiculmis* всегда 2, а у *B. maritimus* — 2—3). По территории Предкавказья проходит южная граница распространения *B. planiculmis* на Кавказе; в Закавказье он встречается, по всей вероятности, как заносное растение.

Subsect. 4. *Popoviorum* Tatanov, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 89.

Typus: *B. popovii* Egorova.

4. *B. popovii* Egorova, 1967, в Раст. Центр. Азии 3 : 21; Егорова, 1976а, во Фл. европ. части СССР 2 : 96; она же, 1976б, в Опред. раст. Средн. Азии 5 : 19; она же, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 8; Гусейнов, 1988, Бот. журн. 73, 10 : 1489; Татанов, 2004, Новости сист. высш. раст. 36 : 89. — *B. affinis* (Roth) Drob., 1916, Тр. Бот. муз. Акад. наук. 16 : 139, quoad pl., excl. typo. — *B. affinis* auct. non (Roth) Drob.: Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 : 57, p. min. p.; Гроссг., 1940, во Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 19, p. min. p.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 654, p. min. p .; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 38, p. min. p.; Kukkonen, 1998, in Rech. f., Fl. Iran. 173 : 17, p. p., quoad syn. *B. popovii*. — *B. compactus* auct. non (Hoffm.) Drob.: Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 145, p. min. p.; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 119, p. min. p. — *Scirpus maritimus* L. subsp. *affinis* auct. non (Roth) Norl.: DeFilipps, 1980, in Fl. Europ. 5 : 278.

Описан из Китая (Кашгария) («China, Kaschgaria, Bugur, N 795, 20 VII 1929, M. G. Popov»). Typus: «[Китай], Кашгария, Бугур, 20 VII 1929, № 795, М. Г. Попов» (LE!).

На сырых, нередко засоленных местах, по берегам рек, озер и каналов, на болотах и морских побережьях, как сорняк; до 200 м над ур. м.

ВП: Тер.-Сулак. (вост. берег Аграханского п-ова); **ВК:** Ман.-Самур. (окр. Махачкалы, Каспийска и Манаскента), Кубин. (Хачмасский р-н, с. Низовая); **ВЗ:** Ширв. (окр. Баку); **Т** (п-ов Сара).

Вост. Европа (басс. нижнего течения р. Волги); Юго-Зап. (Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. и Центр. Азия.

Для ВП впервые приведен Т. В. Егоровой (Егорова, 1991) по сборам Л. В. Аверьянова и др. 1988 г. (LE!), для ВК — Ш. А. Гусейновым (1988) (Махачкала и Каспийск) (LE!), а позднее Егоровой (1991) по сборам Ю. Л. Меницкого и др. (Хачмасский р-н, с. Низовая, 1978 г. — LE!) и Меницкого и др. (Манаскент, 1989 г. — LE!). Из ВК — Каспийск, известен также по сборам Т. Ю. Коноваловой 1986 г. (МНА!). Для ВЗ (окр. Баку) приводится здесь по сборам I. Kukkonen 1983 г. (Н), виденных Т. В. Егоровой в 2001 г. в Хельсинки.

За *B. popovii* может быть принята *B. maritimus* var. *compactus* с 2 рыльцами, но от нее приводимый вид отличается очень плотными, бочонковидными колосками (а не относительно рыхловатыми и яйцевидными или продолговато-яйцевидными), желтовато-беловатыми кроющими чешуями (а не коричневыми или оранжево-коричневыми) и меньшей высотой растений — 20—60 см (а не 50—100 см выс.).

B. popovii довольно обычен для прилегающей к Талышу территории Ирана. I. Kukkonen (1998), автор обработки рода *Bolboschoenus* во «Flora Iranica», не признал самостоятельность данного вида и отнес его в синонимы *B. affinis* (Roth) Drob., распространенному на юге Средней, востоке Юго-Западной (сев.-вост. Иран, Афганистан и Пакистан) и в Южной Азии и не встречающемуся на Кавказе. От этого вида *B. popovii* отличается всегда компактным соцветием с очень тесно сближенными колосками (а не рыхлым соцветием, иногда зонтиковидным), формой колосков (см. выше отличия от *B. maritimus* var. *compactus*), желтовато-беловатыми кроющими чешуями (а не серовато-желтоватыми, с пурпурными штрихами, или серовато-светло-коричневыми чешуями). Данные виды различаются также по морфологии и анатомии плода (Татанов, 2004a). У *B. popovii* плод плосковыпуклый или неравно двояковыпуклый; толщина экзокарпия в 1.5—2 раза больше толщины остальной части перикарпия; мезокарпий состоит из 4—6 рядов склереид. У *B. affinis* плод слегка двояковогнутый или, чаще, с плоскими сторонами; толщина экзокарпия в углах плода равна или немного меньше остальной части перикарпия, а в месте впадинки в 2 раза меньше; мезокарпий образован 7—9 рядами склереид.

По Кавказскому побережью Каспийского моря проходит западная граница ареала *B. popovii*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49600) и гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (проект № НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гусейнов Ш. А. Новые и редкие для флоры Дагестана виды сем. *Cyperaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1488—1490.

Егорова Т. В. Обзор подсемейств *Cyperoideae* и *Rhynchosporoideae* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. Л., 1991. Т. 28. С. 5—21.

Егорова Т. В., Татанов И. В. Bolboschoenus glaucus (Lam.) S. G. Smith (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 34—42.

Егорова Т. В., Татанов И. В. О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *B. koshewnikowii* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 133—144.

Исаев Я. М. Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Флора Азербайджана. Баку, 1953. Т. 2. С. 37—38.

Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Татанов И. В. О распространении *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 106—111.

Татанов И. В. Сравнительная карпология видов *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой рода // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 8. С. 1225—1248.

Татанов И. В. Система рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2004б. Т. 36. С. 80—95.

Ханджян Н. С. Род *Bolboschoenus* (Asch.) Palla, Клубнекамыш // Флора Армении. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 440—444.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G., Staden J. van Bolboschoenus glaucus (*Cyperaceae*), with emphasis upon Africa // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 4. P. 475—482.

Hoffman G. F. Deutschland Flora. Erlangen, 1800. Jahrg. 3, Abteil. 1. 274 S.

Kit Tan. Bolboschoenus / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1985. Vol. 9. P. 62—64.

Krocker A. J. Flora Silesiaca ... [Tabulis aeneilluminatis illustrata. Vratislaviae, 1796 — fide Stafleu F. A., Cowan R. S., 1979]. 96 tab.

Kukkonen I. Bolboschoenus / K. H. Rechinger. Flora Iranica. Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1998. N 173. P. 16—21.

Smith S. G., Kukkonen I. A new lectotype for *Scirpus maritimus* (*Cyperaceae*) // Taxon. 1999. Vol. 48. N 2. P. 355—357.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. Ed. 2. Utrecht, 1979. Vol. 2. 991 p.

SUMMARY

The presented taxonomic review of the genus *Bolboschoenus* in the flora of the Caucasus comprises 4 species of the genus occurring in the region: *B. glaucus*, *B. maritimus* (including 2 varieties, var. *maritimus* and var. *compactus*), *B. planiculmis* and *B. popovii*. The species are arranged in 2 sections and 4 subsections. A key to the species and data on their geographic distribution are given. Basic distinctive characters of species are shown.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© И. Г. Левичев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

I. G. LEVICHEV. NEW TAXA OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ilevichev@yandex.ru

Поступила 07.02.2005

Описаны 4 новых вида из разных районов Кавказа: *Gagea bezengiensis*, *G. eleonorae*, *G. menitskyi* и *G. quasitenufolia*, 2 новые разновидности: *G. chanae* var. *oppressa* и *G. reticulata* var. *pascualis*, а также новая ser. *Monticolae*. Изменены характеристики ser. *Helenaeanae* и образована новая комбинация *G. pineticola* f. *praeciosa*. Охарактеризованы биологические особенности и разграничительные признаки в критических группах родства.

Ключевые слова: *Liliaceae*, *Gagea*, Кавказ, новые таксоны, особенности вегетативного размножения.

Последняя монографическая обработка рода *Gagea* Salisb. для Кавказского региона в преимущественной степени была ориентирована на получение кариологических данных и, как отмечает М. Т. Давлианидзе (1976 : 69, 74, 90, 114 и др.) во многих местах своей монографии, не решила всех таксономических проблем. Наибольшие затруднения сохранились в распознавании представителей 2 секций — типовой и секции *Platyspermum* Boiss. Поиск оптимальных решений в таксономии этих групп, помимо обнаружения не использовавшихся ранее диагностических признаков, выявил новые таксоны и их иерархию в системе рода.

Для представителей типовой секции на Кавказе, особенно для *G. chanae* Grossh., *G. germainae* Grossh., *G. helenae* Grossh. и *G. charadzeae* Davlianidze, существующие ключи не содержат действительно дискретных признаков. Об этом свидетельствуют десятки взаимоисключающих и повторных определений ведущих систематиков (включая и авторов таксонов) на сотнях гербарных образцов в разных коллекциях.

В этой близкородственной группе видов, обладающей высокой степенью габитуального сходства, особенности и линейные размеры органов надземного побега определенного возраста одних таксонов сходны с таковыми других таксонов на ином отрезке их онтогенеза. Ювенильные растения наиболее безлики, но их можно отличать по особенностям вегетативного размножения и остаткам оболочек. Особи *G. germainae* и *G. helenae* в начале своих генеративных стадий (и потому уменьшенные в размерах и в количестве органов) практически не отличаются от особей *G. chanae* в зрелом возрасте. Аналогично облик старовозрастных особей первых 2 видов из неблагоприятных условий обитания соответствует хорошо (мощно) развитым образцам *G. chanae*. Фактически только наличие группы вегетативных луковичек у ювенильных особей *G. helenae* и *G. charadzeae* (Давлианидзе, 1972, 1976) позволяет надежно отличать эти виды от *G. chanae* и *G. germainae*, что необходимо использовать при разграничении 4 перечисленных таксонов. Дополнительно у *G. helenae* обнаружена новая диагностическая особенность — полость в вершине прикорневого листа. Полость локализована у ювенильных и генеративных особей внутри апикального заострения (precursor tip, die Vorläuferspitze), которое в виде унифациального, 15—20 мм дл., уплощенного с боков колпачка венчает бифациальную, угловатую в сечении, пластинку прикорневого листа.

Для чрезвычайно изменчивой в линейных размерах *G. chanae* изначально в качестве основного разграничительного признака постулировался сизый «легко стирающийся налет» (Гроссгейм, 1935 : 66, 82; Давлианидзе, 1976 : 84, 120). Но было установлено, что изменчивая степень воскового налета, как у разных членов популяций, так и в течение годового цикла (выражена вначале, позже пропадает), свойственна большинству видов рода и в гербарии не сохраняется. Для идентификации *G. chanae* введен другой признак — прикорневая листовая пластинка всегда имеет небольшое (на 0.5—1 мм) расширение в верхней трети. Эта особенность и относительно короткие цветоножки позволили объединить в описанной ниже серии *Monticolae* Levichev 4 таксона (см. ниже) из Крыма и Кавказа. Сочетание этих же двух признаков у распространенного по равнинам Северного Предкавказья миниатюрного 1—3-цветкового таксона, отождествлявшегося до сего времени с разными (обычно с *G. pusilla*) видами, дало основание описать его как разновидность: *G. chanae* var. *oppressa* Levichev. При этом расширение верхней трети листа у особей var. *oppressa* почти незаметно, как это и следовало ожидать у таксона в неблагоприятных условиях обитания. Присутствие этой разновидности в ряде районов Закавказья не позволяет безоговорочно признать возможность ее гибридного происхождения: *G. chanae* × *G. podolica* Schult. et Schult. f. Хотя ни морфологически, ни территориально для такой возможности нет препятствий: основной ареал var. *oppressa* отделяет нижне- и среднегорную *G. chanae* от распространенной к северо-западу от Кума-Манычского прогиба *G. podolica* из серии *Pusillae* (Terr.) Davlianidze.

Для *G. podolica* и одноименной серии характерны узколинейный прикорневой лист и в большей степени удлиненные цветоножки многоцветкового соцветия — признаки, характерные также для *G. germainae*. Таким образом, *G. chanae*, *G. germainae*, *G. helenae* и *G. charadzeae*, несмотря на высокое габитуальное сходство, оказались принадлежащими к 3 разным таксономическим рядам: ser. *Helenaeanae*, ser. *Monticolae* и ser. *Pusillae*.

Противоположного характера затруднения свойственны кавказским представителям секции *Platyspermum* с особо показательной для рода амплитудой особенностей вегетативного размножения. Поливариантной, необычайно высокой изменчивостью органов размножения и замещения выделяется *G. anonyma* Rech. f. В онтогенезе этого нового для Закавказья вида (описан из Ирана) в зависимости от возраста последовательно сменяются 2 типа замещения годичных побегов: вначале — с помощью столона углубления, позже — без столона. Одновременно происходит чередование 5 типов вегетативного размножения: в первые годы ювенильного возраста образуется луковичка на длинном столоне, позже — 2—3 столона, еще позже — совместно формируются 1 столон и сидячая луковичка, еще позже — только сидячая луковичка. В генеративном состоянии вегетативное размножение отсутствует. Кроме того, прикорневые листья этого вида обнаруживают 3 закономерно повторяющихся в онтогенезе комбинации: вначале одиночный — второй прикорневой лист недоразвит, позже — 2 листа, и в генеративной стадии — снова один, второй срастается с цветоносом. Всю описанную выше изменчивость структуры побега *G. anonyma* можно наблюдать одновременно в пределах отдельной куртинки из разновозрастных особей.

Противоположная крайность — полное отсутствие вегетативного размножения — присуща *G. taurica* Steven. и *G. alexeenkoana* Miscz. Чтобы компенсировать неблагоприятное поверхностное положение луковицы семенных проростков, эти виды формируют в ювенильный или имматурный период столон углубления, с помощью которого замещающая луковица опускается в более оптимальный для жизнедеятельности генеративной особи почвенный горизонт. У *G. taurica* столон углубления образуется в течение нескольких циклов подряд, а у *G. alexeenkoana* он формируется лишь 1 раз в онтогенезе — в имматурной стадии. Также лишь в единственном цикле у этого вида, обычно в цикле, предшествующем углублению, замещающая луковица развивает агеотропные утолщенные склерифицированные корни. В результате этих биологических особенностей *G. alexeenkoana*, как и второй высокогорный вид секции — *G. menitskyi* Levichev, характеризуется отсутствием склерифицированных корней, которые обычно остаются на месте исходного положения луковицы сеянца. В противоположность этим видам луковица *G. taurica*. обитающего в Крыму и на Таманском п-ове, оплетена ежегодно образующимися агеотропными склерифицированными корнями.

Следует отметить, что склерифицированные корни — надежный таксономический признак, имеющий наследственную природу и, несомненно, отражающий эволюционное положение таксона (свойственен наиболее продвинутым группам аридных местообитаний). У многих видов этот тип корней формируется на протяжении всего онтогенеза или всегда отсутствует, у других — отсутствует в предсенильный или в генеративный период, часто присутствует (или отсутствует) у вегетативных луковичек. Агеотропные корни этого типа образуются из донца замещающей луковицы или вегетативной луковички только в первом цикле побегов *Gagea*, дициклических по своей природе. Во втором цикле каждого дициклическкого побега формируются только тонкие геотропные питающие корни. Изложенная особенность корней позволяет разграничивать габитуально схожие таксоны. Не имеющий склерифицированных корней *G. menitskyi* (рис. 1, *4*), помимо самых крупных в роде листочков околоцветника (до 30 мм), отделяется от *G. alexeenkoana* способностью развивать столон размножения, а оба эти вида отличимы от *G. eleonorae* по оплетке из склерифицированных корней у луковицы и луковички на столоне (рис. 2). *G. eleonorae* обычно отождествляется с *G. taurica* или *G. sarmentosa* C. Koch (все 3 вида с разной формы полостями в прикорневых листьях). Но от обоих последних видов *G. eleonorae* отличается крупными размерами, хорошо развитым цветоносом, от первого — слегка заостренными (а не длинно оттянутыми в тонкое острокоиечие) листочками околоцветиика и вегетативным размиожеиием, от второго — единственным столоном в ювенильиый период (а не 1—4 столонами в имматурной и начале генеративной стадий) и пятигранным в сечении, всегда одиночным прикорневым листом (а не двумя, треугольно-злаковидными листьями). Имеющий длинную сетчато-волокнистую шейку *G. sarmentosa* практически всегда определялся как *G. reticulata*, хотя последний вид никогда не образует столонов размножения, имеет очень тонкие, закрученные листья и т. д.

В горных районах, окаймляющих Каспийское море, соприкасаются более десятка видов из секции *Platyspermum* и родственной ей секции *Graminifoliae* Levichev. Клинальная изменчивость признаков в сторону тех или иных родственных видов позволяет также предполагать наличие в регионе полигибридных (прямых и возвратных) скрещиваний между представителями этих секций.

Например, один из извеетнейших видов рода — *G. reticulata* в пределах свеего циркумкаспийского ареала хорошо разделяется на 3 разновидности, а также отмечены многочисленные уклонения в сторону *G. sarmentosa* и *G. quasitenuifolia* Levichev. На Прикаспийской низменности и в Каракумах обитает типовая разновидность, имеющая стабильный облик, средние размеры (от основания луковицы до вершины околоцветника 9—13 см), хорошо выраженную шейку до поверхности почвы (4—10 см), листья 0.5—1 мм шир., к концу вегетации характерно дуговидно загнутые. Эта разновидность лишена склерифицированных корней.

Но в предгорьях Кавказа, Копетдага и в Иране изменчивость *G. reticulata* сильно возрастает. Преобладают низкорослые или наоборот — сильно удлиненные (до 30 см, а листья до 50 см дл.) растения с неглубоким положением луковицы, укороченной шейкой и изменчивой шириной (0.5—1.5 мм) листьев, без характерного их загибания у растений с удлиненным габитусом (рис. 1, *3*; см. также Levichev, Tison, 2004b, fig. *3*). Размеры цветков в горной части ареала вида также сильно разнятся. Практически всегда, иногда в очень сильной степени, присутствуют склерифицированные корни, что является характерной особенностью всех других видов названных секций, обитающих в нижней части гор. Boissier (1884) выделил в var. *tenuifolia* Boiss. небольшие и мелкоцветковые образцы *G. reticulata*, причем мелкоцветковость упомянута при этом дважды (Boissier, 1884 : 208, 209; Levichev, Tison, 2004b). Чтобы внести ясность в трактовку других проявлений изменчивости *G. reticulata*, ниже приведены описания 2 новых таксонов: преобладающей в горных регионах разновидности var. *pascualis* Levichev и распространенного вокруг южной оконечности Каспия вида *G. quasitenuifolia* Levichev. Вероятное гибридогенное происхождение разновидности Буассье и этих описанных таксонов номенклатурно не обозначено (поскольку нет прямых тому подтверждений). Это предположение особо подкрепляет стабильность облика типовой разновидности на северном и восточном побережьях Каспия (где абсолютно отсутствуют другие представители этих секций) и многочисленные уклонения в южной (горной) части ареала.

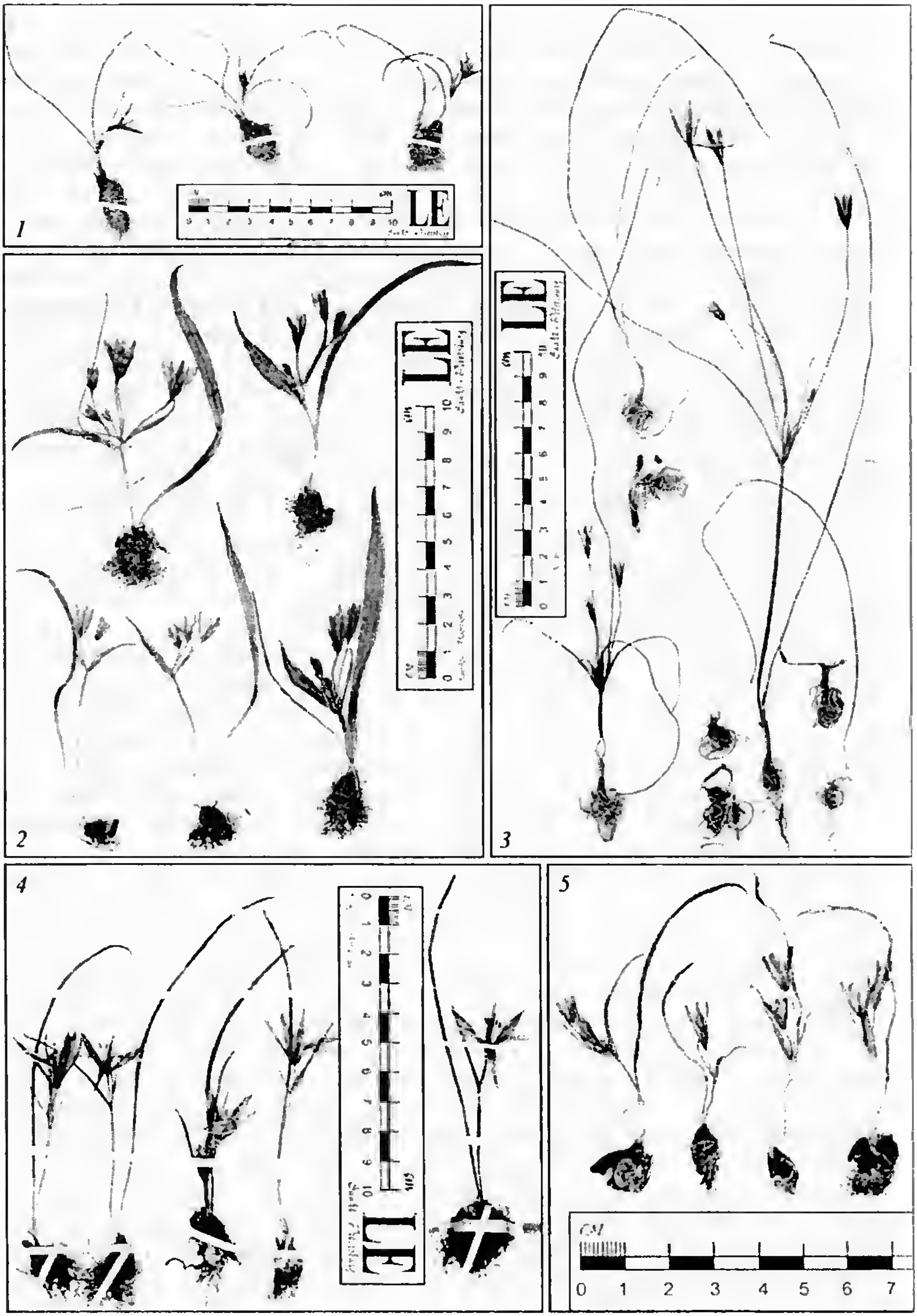


Рис. 1. Типовые образцы *Gagea reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. var. *pascualis* Levichev (*1*), *G. bezengiensis* Levichev (*2*), *G. quasitenuifolia* Levichev (*3*), *G. menitskyi* Levichev (*4*), *G. chanae* Grossh. var. *oppressa* Levichev (*5*).

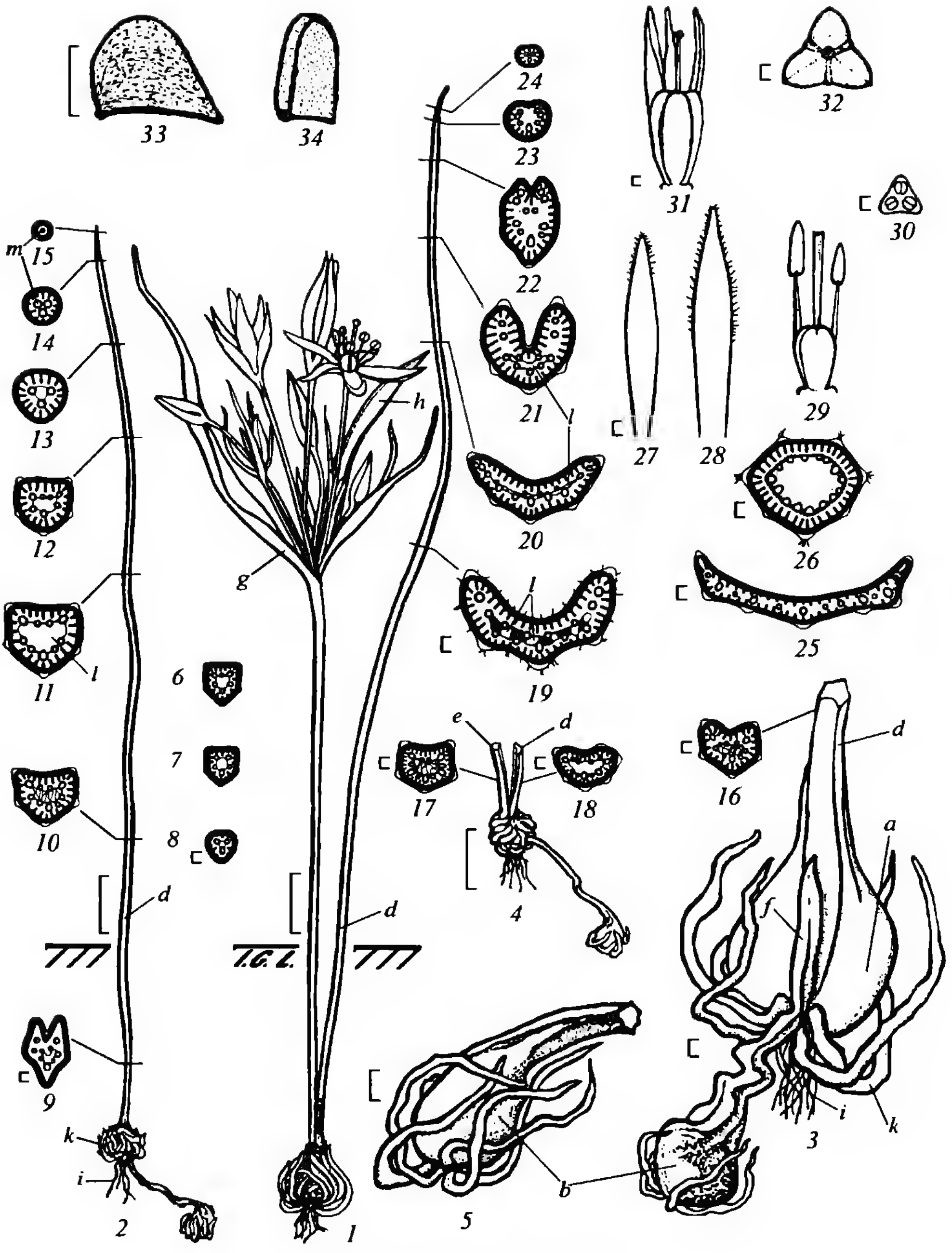


Рис. 2. *G. eleonorae* Levichev.

1 — общий вид растения старшего генеративного возраста; *2* — ювенильная особь; *3*, *4* — луковицы: ювенильная (*3*), имматурная (*4*); *5* — вегетативная луковичка; *6—26* — поперечные сечения: прикорневых листьев (*6—24*), подсоцветного листа (*25*) и цветоноса (*26*); *6—8*, *11*, *18*, *19* — последовательный возрастной ряд изменчивости формы сечения прикорневого листа; *27*, *28* — внутренний (*27*) и наружный (*28*) листочки околоцветника; *29* — столбик, завязь, тычинки, пыльники; *30* — поперечное сечение завязи; *31*, *32* — коробочка (вид сверху — *32*); *33*, *34* — семя. Отмершие кроющие оболочки у *3* удалены. Масштабные линейки: *1*, *2*, *4* — 1 см; *3*, *5*, *27—34* — 1 мм; *6—26* — 0.1 мм.

Перечисленные выше и многие другие неизвестные ранее биологические особенности и разграничительные признаки установлены в результате многолетних наблюдений за живыми образцами в культуре и природе (Левичев, 2002). Детальное изучение морфологической изменчивости структуры побега и органов размножения в онтогенезе позволило коренным образом изменить представления о составе рода на Кавказе (Левичев, 2003; Levichev, Tison, 2004a, b) и описать серию новых таксонов, часть из которых приводится ниже.

Gagea Salisb. sect. *Gagea*

Gagea bezengiensis Levichev sp. nov.

Plantae nanae, 8—13 cm alt., solitariae vel per paucos exemplaribus juvenilibus in greges congestae. Bulbus 9—13 mm in diam., oblique guttiformis, tunicis coriaceis atro-fuscis tectus. Specimina generativa bulbillis destitute; bulbillus vegetativus statu juvenili formatus, bulbillo solitario globoso, atro-fusco, verruculoso. Pedunculus 3—5 cm lg., sectione quadrangularis, in solum immersus. Folium radicale solitarium, inflorescentia duplo longius, basi apiceque attenuatum, in tertia parte superiore ad 5—8 mm dilatatum, sectione lineari-concavum. Folia pedunculare 3—5, verticillata, quorum infimum e radicalibus enatum, inflorescentiae aequilongum, ad 3—5 mm infra eam affixum (in plantis vetustis), late lanceolatum, 5—8 mm lt., sensim acutatum, sectione naviculare; superiora decrescentia. Inflorescentia 3—5-flora, umbelliformis, pedicellis subaequilongis, 2.5—3 cm lg. Perianthii phylla 12—16 mm lg., 2.5—3 mm lt., intus flava, extus viridia, lanceolata, obtusa, subaequilongia. Antherae flavae, lineares, ad 3 mm lg., dehiscentes ovales, ca 1 mm lg. Capsula perianthii phyllis triplo brevior, obovoidea, basi angustata. Semina teretia (fig. 1, *2*).

Holotypus: Caucasus Centralis. Kabardino-Balkaria. Systema fl. Cherek-Bezengiensis, ad 7 km. austro-occidentem pagi Bezengi, pascua subalpina, alt. 2200 m s. m., 13 V 1987, N 1257, N. Portenier (LE).

Affinitas. A *G. lutea* (L.) Ker Gawl. tunicis fuscis, a *G. aipetriensi* Levichev pedicellis longioribus, a *G. helenae* Grossh. vero bulbillo solitario, a *G. germainae* Grossh. folio radicali lato, et a ombibus — pedunculo in soli immerso differt.

Habitat in regio subalpina montium Kabardino-Balkarici.

Низкорослые, 8—13 см выс., одиночные или в небольших группах с ювенильными особями растения. Луковица 9—13 мм в диам., косокаплевидная, покрыта кожистыми черно-бурыми оболочками. Генеративные особи без луковичек; вегетативная луковичка образуется в ювенильной стадии, одиночная, шаровидная, черно-бурая, мелко бородавчатая. Цветонос 3—5 см выс., в сечении четырехугольный, погружен в почву. Прикорневой лист 1, в 2 раза длиннее соцветия, постепенно утончающийся к обоим концам, расширен в верхней трети до 5—8 мм шир., на срезе — линейно-вогнутый. Расположенных на цветоносе листьев 3—5, в мутовке; из которых нижний прикорневого происхождения, равен соцветию, прикреплен па 3—5 мм ниже соцветия (у старых экземпляров), широколанцетный, 5—8 мм шир., постепенно заостряющийся, на срезе ладьевидный; верхние листья уменьшающиеся. Соцветие 3—5-цветковое, зонтиковидное, цветоножки почти равные, 2.5— 3 см дл. Листочки околоцветника 12—16 мм дл., 2.5—3 мм шир., с внутренней стороны желтые, снаружи — зеленые, ланцетные, тупые, почти равные. Пыльники желтые, линейные, до 3 мм дл., вскрывшиеся овальные, около 1 мм. Коробочка в 3 раза короче околоцветника, обратнояйцевидная, сужающаяся к основанию. Семена вальковатые (рис. 1, *2*).

Голотип: Центральный Кавказ. Кабардино-Балкария. Бассейн р. Черек Безенгийский, 7 км к ЮЗ от пос. Безенги, субальпийские пастбища. 2200 м над ур. м., 13 V 1987, № 1257, Н. Портениер (LE).

Родство: от *G. lutea* (L.) Ker-Gawl. отличается темными оболочками, от *G. aipetriensis* Levichev длинными цветоножками, от *G. helenae* Grossh. одиночной вегетативной луковичкой, от *G. germainae* Grossh. широким прикорневым листом и от всех видов — погруженным в почву цветоносом.

Распространен в субальпийском поясе гор Кабардино-Балкарии.

Gagea Salisb. sect. *Platyspermum* Boiss.

Gagea eleonorae Levichev sp. nov.

Plantae solitariae, graciles, ad 18 cm altae. Bulbus ad 14 mm in diam., globosus vel ovoideus, tunicis griseolo-fuscis tenuiter coriaceis tectus, radicibus sclerificatis propriis arcte perplexus. Bulbus exemplaris juvenilis ad 10 mm in diam., guttiformis vel oblique guttiformis, radicibus sclerificatis propriis arcte perplexus. Exemplara generativa bulbillis destituta; plantae juveniles quotannis stolonem horizontalem 5—10 cm lg. formantes, bulbillo vegetativo globoso terminatum, radicibus sclerificatis propriis laxe perplexus. Pedunculus 6—10 cm altus, firmus, sectione 7-angularis, 1—1.5 mm in diam. Folium radicale solitarium, 1—3 mm lt., sectione canaliculato-quinquangulare, inflorescentiam superans. Folia pedunculare 3—7(10), verticillata, quorum infimum e radicalibus enatum, inflorescentiam superans, 4—6 mm lt., anguste lanceolatum, sensim longe attenuatum. Inflorescentia umbelliformis, 5—9-flora, pedicellis inaequalibus, 2—4 cm lg. Perianthii phylla 14—20(23) mm lg., 1—2.5 mm lt., apice acutatis, intus lucide flava, extus viridia, flavo-marginata, post anthesin non elongata, exteriora interioribus ad 1—2 mm longiora, lanceolato-linearia. Antherae flavae, lineares, 3 mm lg., dehiscentes sphaeroideae, 2 mm lg. Capsula elongato-obovoidea, basi angustata, perianthio subduplo breviora. Semina plana, pallide brunnea, orbiculari-triangularia, minute alveolata (fig. 2).

Holotypus: E bulbis a Dr. Eleonora Gabrieljan 13 VII 1989 in Armenia, jugum Zangezurica, prope pagum Chanzarut, 1600—1700 m s. m. lectis et in urbis St.-Petersburg enata. 12 V 2002, N G-298, I. Levichev (LE).

Affinitas. A *G. taurica* Steven et *G. commutata* K. Koch folio radicali lato, stolone longo bulbillo vegetativo solitario terminanto, a *G. alexeenkoana* Miscz. radicibus sclerificatis, a *G. anonyma* Rech. f. stolone succedaneo nullo differt.

Species in honorem peritissimi Florae Caucasicae cl. E. Ts. Gabrieljan dedicatur.

Одиночные, стройные, до 18 см выс. растения. Луковица до 14 мм в диам., шаровидная или яйцевидная, покрыта серовато-бурыми тонкокожистыми оболочками, плотно оплетена собственными склерифицированными корнями. Луковица ювенильной особи до 10 мм в диам., каплевидная или косокаплевидная, плотно оплетена собственными склерифицированными корнями. Генеративные особи без луковичек; ювенильные особи ежегодно образуют горизонтальный столон 5—10 см дл., оканчивающийся шаровидной вегетативной луковичкой, рыхло оплетенной склерифицированными корнями. Цветонос 6—10 см выс., крепкий, в сечении 7-угольный, 1—1.5 мм в диам. Прикорневой лист одиночный, 1—3 мм шир., на срезе желобчато-пятигранный, превышает соцветие. Расположенных на цветоносе листьев 3—7(10), в мутовке, из которых нижний прикорневого происхождения, превышает соцветие, 4—6 мм шир., узколанцетный, постепенно длинно оттянутый. Соцветие зонтиковидное, 5—9-цветковое; цветоножки неравные, 2—4 см дл.

Листочки околоцветника 14—20(23) мм дл., 1—2.5 мм шир., на верхушке слегка заостренные, с внутренней стороны ярко-желтые, снаружи зеленые, желтоокаймленные, после отцветания не удлиняющиеся, наружные на 1—2 мм длиннее внутренних, ланцетно-линейные. Пыльники желтые, линейные, 3 мм дл., вскрывшиеся — округлые 2 мм дл. Коробочка удлиненно-обратнояйцевидная, сужена к основанию, чуть более половины околоцветника. Семена плоские, светло-коричневые, округло-треугольные, мелкоячеистые (рис. 2).

Голотип: Выращен в Санкт-Петербурге из луковиц, собранных 13 VII 1989 Элеонорой Габриэлян: Армения, Зангезурский хр., пос. Ханзарут, 1600—1700 м над ур. м., 12 V 2002, № Г298, И. Левичев (LE).

Родство: От *G. taurica* Steven и *G. commutata* K. Koch отличается широким прикорневым листом, одиночной вегетативной луковичкой на конце длинного столона, от *G. alexeenkoana* Miscz. — склерифицированными корнями, от *G. anonyma* Rech. f. — отсутствием столона замещения.

Вид назван в честь знатока флоры Кавказа Элеоноры Цолаковны Габриэлян.

Gagea Salisb. sect. *Platyspermum* Boiss.

Gagea menitskyi Levichev. sp. nov.

Plantae solitariae, grandiflorae, nanae ad 6—9 cm altae. Bulbus oblique guttiformis, 10—12 mm in diam., tunicis coriaceis, sine collo tectus, radices tènuibus (radicibus sclerificatis nullis). Specimina generativa bulbillis destituta aut rariuscule stolonem 20—30 mm lg. bulbillo vegetativo globoso terminatum formant. Pedunculus uniflorus, rarissime biflorus, sectione teres 6—7-costatus, costulis eminentibus, ca 1 mm in diam, supra medium solo immersus. Folium radicale solitarium, arcuatum, inflorescentiam duplo superans, lineare, sectione applanato-quinquangulare, canaliculatum, 1—2.5 mm lt. Folia pedunculare 2(3), verticillata, quorum infimum e radicalibus enatum, inflorescentiae aequilongum vel eam vix superans, anguste lanceolatum, 3—4 mm lt., ad apicem sensim acutatum. Pedicellus 2—15 mm lg. Perianthii phylla 23—27(30) mm lg., 2.5—4.5 mm lt., intus flava, extus viridia, nervis viridibus percursa, flavo-marginata, lanceolata, apice acutata, interiora exterioribus vix breviora et angustiora. Antherae flavae, oblongae, 4—5 mm lg., dehiscentes 2 mm lg. Ovarium ovoideum, sessile. Stylus ovario sesqui longior. Capsula ovalis, sessilis. Semina plana (fig. 1, *4*).

Holotypus: Armenia. Districtus Kafanensis, in ascensu montis Chustup ab oppido Schischkert, 2700—3000 m s. m., 31 V 1980, N 315, T. Popova, G. Menitskyi et al. (LE).

Affinitas. A *G. alexeenkoana* Miscz. et ceteres speciebus sect. *Platyspermum* Boiss. flore solitario, magnitudine, pediculis brevibus differt.

Habitat in regione montana superiore (Transcaucasus, Iran).

Species in memoriam peritissimi Florae Caucasicae cl. G. L. Menitskyi dedicatur.

Одиночные, крупноцветковые, низкорослые, 6—9 см выс. растения. Луковица косокаплевидная, 10—12 мм в диам., покрыта кожистыми, коричневыми, без шейки оболочками, с тонкими корнями (склерифицированные корни отсутствуют). Генеративные особи без луковичек или редко образуют столон 20—30 мм дл. с одиночной шаровидной вегетативной луковичкой на конце. Цветонос одноцветковый, очень редко двухцветковый, в сечении круглый с 6—7 выступающими ребрышками, около 1 мм в диам., более половины погружен в почву. Прикорневой лист одиночный, дугообразный, вдвое превышает соцветие, линейный, на срезе уплощенно желобчато-пятигранный, 1—2.5 мм шир. Расположенных на цветоносе листьев

2(3), в мутовке; нижний прикорневого происхождения, равен или немного превышает листочки околоцветника, узколанцетный, 3—4 мм шир., постепенно заостряющийся к верхушке. Цветоножка 2—15 мм дл. Листочки околоцветника 23—27(30) мм дл., 2.5—4.5 мм шир., с внутренней стороны желтые, снаружи зеленые, с зелеными жилками, желтоокаймленные, ланцетные, на верхушке заостренные, внутренние немного короче и у́же наружных. Пыльники желтые, продолговатые, 4—5 мм дл., вскрывшиеся 2 мм дл. Завязь овальная, сидячая. Столбик в 1.5 раза длиннее завязи. Коробочка овальная, сидячая. Семена плоские (рис. 1, *4*).

Голотип: Армения, Кафанский р-н, подъем к горе Хуступ от Шишкерта, 2700—3000 м на ур. м., 31 V 1980, № 315, Т. Попова, Ю. Меницкий и др. (LE).

Родство: от *G. alexeenkoana* Grossh. и других представителей sect. *Platyspermum* Boiss. отличается одииочным, крупным цветком, очень короткой цветоножкой.

Распространен в верхнем поясе гор (Закавказье, Иран).

Вид назван в память знатока флоры Кавказа Юрия (Георгия) Леонардовича Меницкого.

Gagea quasitenuifolia Levichev sp. nov.

Plantae tenues, graciles ad 25(30) cm alt., solitariae vel gregariae. Bulbus 1.0—1.5 cm in diam., guttiformis, tunicis fuscis, reticulato-fibrillosis, in collum 3—5 cm lg. productis tectus, radicibus sclerificatis rigidissimis paucis circumcinctus. Bulbilli vegetativi in statu juvenili (numero ad 1—2), in statu immaturo (3—5) formatus, deorsum et latere directo congesti, stoloniformis 5—14 mm lg., 2—3 mm in diam., verruculosi terminatis; specimina generativa bulbillis destituta. Pedunculus 10—15 cm alt., sectione 5—6-angulari-rotundatus, ad trientem in solum immersus. Folium radicale solitarium (in statu immaturi 2, basi dilatatam), flexuosum lineare, 0.7—1 mm lt., inflorescentiam sesqui-duplo superans, sectione quinquangulare. Folia pedunculare 4—6, verticillata, quorum infimum e radicalibus enatum, inflorescentia multo longius, lanceolato-lineare, e basi subdilatata (1—2 mm lt.) longe attenuatum. Inflorescentia umbelliformis, 5—7-flora, protracta; pedicellis inaequalibus, 0.5—10(12) cm lg. Perianthii phylla anthesi ineunte 6—7 mm lg., abeunte vero 13—17 mm lg., 3—5 mm lt., intus lucide flava, extus viridia, interiora ovali-lanceolata, apice acutata, exterioribus lanceolatis longe attenuata breviora. Antherae flavae, oblongae (4—5 mm lg.), dehiscentes—ovales (2 mm lg.). Ovarium oblongum, sessile, stylo brevius, stigma capitatum. Capsula perianthio ad trientem brevior, elliptica. Semina tenuiter plana, pallide brunnea (fig. 1, 3).

Holotypus: E bulbis a Dr. Z. R. Alferova anno 1979 in premontiis Kopet-Dagis prope urb. Aschchabad collectis enata, 6 IV 1980, N G-152, I. Levichev (LE).

Affinitas. A *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. magnitudine, pedunculis longioribus, foliis radicalibus flexuoribus (doubus in statu immaturi), pedicellis inaequilongis, bulbillis vegetativis gregariis stoloniformibus, radicibus sclerificatis differt.

Habitat in promontoriis et in regione montana inferiore (Transcaucasia, Iran, Turkmenistan).

Тонкие, стройные до 25(30) см выс., одиночные и скученные группами растения. Луковица 1.0—1.5 см в диам., каплевидная, покрыта бурыми, сетчато-мочалящимися, продолженными в 3—5 см шейку, оболочками, рыхло охвачена очень жесткими, склерифицированными корнями. Вегетативные луковички образуются в ювенильной стадии (1—2), в имматурной стадии (3—5), вниз и в стороны направленные, столоноподобные, 5—14 мм дл. и 2—3 мм в диам., бородавчатые на конце; генеративные особи без луковичек. Цветонос 10—15 см выс., в сечении 5—6-угольно-округлый, на 1/3 погружен в почву. Прикорневой лист одиночный (в имматурной стадии 2, с расширенным основанием), изгибистый, линейный. 0.7—1 мм шир., в 1.5—2 раза превышает соцветие, на срезе пятигранный. Расположенных на цветоносе листьев 4—6, в мутовке; нижний прикорневого происхождения, намного длиннее соцветия, ланцетно-линейный, из незначительно расширенного основания (1—2 мм) длинно оттянут. Соцветие зонтиковидное, 5—7-цветковое, вытянутое; цветоножки неравные, 0.5—10(12) см дл. Листочки околоцветника в начале цветения 6—7 мм дл., в конце — 13—17 мм дл., 3—5 мм шир., внутри ярко-желтые, снаружи зеленые, внутренние овально-ланцетные, острые на конце, короче наружных — ланцетных, длинно оттянутых. Пыльники желтые, продолговатые (4—5 мм дл.), вскрывшиеся — овальные (2 мм дл.). Завязь продолговатая. сидячая; столбик длиннее завязи, рыльце головчатое. Коробочка на 1/3 короче околоцветника, эллиптическая. Семена тонкоплоские, светло-коричневые (рис. 1, *3*).

Голотип: Выращен из луковиц, собранных в 1979 г. З. Р. Алферовой в предгорьях Копет-Дага близ г. Ашхабад, 6 IV 1980, Г-152, И. Левичев (LE).

Родство: от *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. отличается крупными размерами, длинными цветоносами, изгибистыми, длинными прикорневыми листьями (двумя в имматурной стадии), цветоножками разной длины, группой столоноподобных вегетативных луковичек, склерифицированными корнями.

Распространен в предгорьях и нижнем поясе гор (Закавказье, Иран, Туркменистан).

Примечание. Толстые агеотропные склерифицированные корни могут не образовываться у старовозрастных особей *G. quasitenuifolia*. Погодные условия и опыление влияют на степень удлинения цветоножек. Наиболее длинные цветоножки формируются во время затяжной холодной весны Особо крупные растения встречаются обычно на труднодоступных для выпаса территориях. Фактор пастбищной депрессии несомненно вносит значительные затруднения в разграничение описанного вида и *G. reticulata*. При высоких пастбищных нагрузках размеры растений уменьшаются, *G. quasitenuifolia* габитуально сближается с обликом *G. reticulata*, который в свою очередь представлен в горных регионах Прикаспия преимущественно миниатюрными формами *G. reticulata* var. *tenuifolia* и var. *pascualis*.

G. reticulata (Pall.) Schult. et Schult. f. var. pascualis Levichev var. nov.

Plantae nanae, 4—8 cm alt., foliis arcuatis, solitariae vel per paucos in greges congestae, habitu *G. reticulatam* similis est. Bulbus tunicis in collum breve (0.5—1.5 mm lg.) reticulato-fibrillosis continuatis tectus, radicibus sclerificatis multis, crassis, rigidissimis, densis perplexi (fig. 1, *1*).

Holotypus: [Caucasus] Aragwa in Curum influent. Lagovski (LE).

A *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. typica plantae minutie, collo brevibus, radicibus sclerificatis differt.

Низкорослые, 4—8 см выс., с дуговидно изогнутыми листьями, одиночные и в небольших группах растения, габитуально схожие с *G. reticulata*. Луковица покрыта продолженными в короткую (0.5—1.5 см), сетчато-мочалистую шейку, густо оплетена многочисленными, толстыми, очень жесткими, склерифицированными корнями (рис. 1, *1*).

Голотип: [Кавказ] Впадение Арагвы в Куру. Лаговский (LE).

Отличается от типовой *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. малым размером, короткой шейкой, склерифицированными корнями.

Gagea Salisb. Sect. *Gagea* ser. *Helenaeanae* Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 72 «Helenae» **emend. Levichev, hoc loco.** — Ser. *Erubescentes* Левичев, 1997, Бот. журн. 82, 6 : 75 (nom. nud.).

Folium radicale angustum, lineare, sensim basi apiceque attenuatum, subtus unicostatum, sectione plano-canaliculatum. Pedicelli longi, interdum in alabastris et fructificatione reflexi. Bulbilli vegetativi in statu juvenili gregarii, subglobosi.

Typus: *G. helenae* Grossh.

Species: *G. erubescens*, *G. rubicunda* Meinsh., *G. reverchonii* Degen, *G. terraccianoana* Pascher, *G. helenae* Grossh., *G. pineticola* Klokov, **G. pineticola Klokov f. praeciosa (Klokov) Levichev. comb. et stat. nov** (= *G. praeciosa* Klokov, 1950, in Fl. URSR, 3 : 405), *G. charadzeae* Davlianidze.

Прикорневой лист узкий, линейный, постепенно сужающийся к основанию и к вершине, снизу с одним ребром, в сечении плоско-желобчатый. Цветоножки длинные, иногда в бутонах и при плодах отогнуты вниз. В ювенильной стадии округлые вегетативные луковички в виде группы.

Тип: *G. helenae* Grossh.

Примечание. Приоритетность названия *G. pineticola* заставляет образовать новую комбинацию *G. pineticola* f. *praeciosa*. Установлено абсолютное совпадение всех морфологических признаков и особенностей онтогенеза у *G. pineticola* и *G. praeciosa*, за исключением крупных размеров и многочисленных цветков и листьев в соцветии у последнего названия. Несомненно, в неморальной полосе (Чернигов, Сумы, Курск, Воронеж) этот вид находится в оптимуме своего распространения, достигает крупных, иногда очень крупных размеров и представительного облика. В отличие от распространенного в южных областях Восточной Европы *G. erubescens* с характерно поникающими при плодах коробочками, у *G. pineticola* (как крупных, так и субтильных) коробочки с семенами торчат вверх на ровных цветоножках, однако неопылившиеся цветки со щуплой завязью характерно поникают (как коробочки с семенами у *G. erubescens*). Третий вид этого широтно-викарного ряда, эндемик северо-запада Восточной Европы *G. rubicunda*, отличается образованием группы луковичек в соцветии (Левичев, 1997).

Gagea Salisb. Sect. Gagea ser. Monticolae Levichev. ser. nov.

Folium radicale in tertia parte superiore dilatatum, basi apiceque attenuatum, sectione late angulosum, pedicellis inaequalibus perianthii phyllis breviora vel vix longiora, bulbillus vegetativus solitarius, verruculosus.

Typus: *G. aipetriensis* Levichev.

Species: *G. aipetriensis* Levichev, *G. bezengiensis* Levichev, *G. jailicola* Levichev (ined.), *G. chanae* Grossh., *G. chanae* Grossh. var. *oppressa* Levichev.

Прикорневой лист наиболее расширен в верхней трети, постепенно сужаясь кверху и книзу, в сечении широко-угловатый; цветоножки неравные, короче или немного длиннее листочков околоцветника; вегетативная луковичка одиночная, бородавчатая.

Тип: *G. aipetriensis* Levichev.

Gagea Salisb. sect. *Gagea*

G. chanae Grossh. var. oppressa Levichev. var. nov.

Plantae minutae 3.5—8 cm altae. Bulbus 6—9 mm in diam., tunicis coriaceis atrofuscis tectus. Bulbillus vegetativus statu juvenili formatus, solitarius, globosus, atro-brunneus, minute verruculosus. Folium radicale anguste lineare, 1—1.5 mm lat. Inflorescentia 1—3(4)-flora, umbelliformis; pedicellis brevis, inaequilongis. Perianthii phylla 10—12 mm lg (fig. 1, *5*).

Holotypus: [Provincia Stavropol] Districtus Schpakoviensis, p. Tatarka, medio Aprilis 1997, Vasilzhenko (LE).

Differt a *G. chanae* Grossh. typica plantae minutie.

Маленькие, 3.5—8 см выс. растения. Луковица 6—9 мм в диам., покрыта кожистыми темно-бурыми оболочками. Вегетативная луковичка образуется в ювенильной стадии, одиночная, шаровидная, черно-бурая, мелко бородавчатая. Прикорневой лист узко линейный 1—1.5 мм шир. Соцветие 1—3(4)-цветковое, зонтиковидное; цветоножки короткие, разной длины. Листочки околоцветника 10—12 мм дл. (рис. 1, *5*).

Голотип: [Ставропольский край] Шпаковский р-н, с. Татарка, сер. апреля 1997, Васильченко (LE).

Отличается от типовой *G. chanae* Grossh. малыми размерами.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-63169, 04-04-63069 и 05-04-48669).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Род *Gagea* Salisb. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 61—112.

Давлианидзе М. Т. Конспект кавказских видов рода *Gagea* Salisb. I // Зам. по сист. и геогр. раст. Тбилиси, 1972. Вып. 29. С. 69—75.

Давлианидзе М. Т. Кавказские представители рода *Gagea* Salisb. Тбилиси, 1976. 169 с.

Левичев И. Г. О видовом статусе *Gagea rubicunda* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 71—76.

Левичев И. Г. Коллекция рода гусиный лук // Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова / Под ред. Р. В. Камелина. СПб., 2002. С. 228—236.

Левичев И. Г. О ревизии рода *Gagea* во флоре Кавказа // Бот. исслед. в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботанич. об-ва. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 263—265.

Boissier E. Gagea // Flora orientalis. Genevae et Basileae, 1884. T. 5. P. 203—211.

Levichev I. G., Tison J.-M. Typification of the Caucasian *Gagea* (*Liliaceae*) taxa described by Karl Koch // Candollea. 2004. Vol. 59. P. 119—133.

Levichev I. G., Tison J.-M. Étude nomenclaturale de *Gagea reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. (*Liliaceae*), de ses variétés β *tenuifolia* Boiss. et γ *fibrosa* Boiss., et de *Gagea rigida* Bouss. et Spruner // Candollea. 2004b. Vol. 59 P. 309—324.

SUMMARY

As a result of a long-term study of the morphological variation during the ontogeny of *Gagea* representatives of the Caucasus, some individual and general features of their vegetative propagation are described. The features of vegetative organs are highly reliable when used for the purposes of systematics and indentification of the most taxonomically difficult groups of taxa from sections *Platyspermum* Boiss. and *Gagea*. Descriptions and images of 4 new species are given: *Gagea bezengiensis*, *G. eleonorae*, *G. menitskyi* and *G. quasitenuifolia*, as well as 2 new varieties: *G. chanae* var. *oppressa* and *G. reticulata* var. *pascualis*. The new series *Monticolae* is described, characteristics of the series *Helenaeanae* are revised, and the new combination *G. pineticola* f. *praeciosa* is made.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.273 + 282.263 + 282.272.4

© К. Л. Виноградова,[1] В. А. Штрик[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ВОДОРОСЛЕЙ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

K. L. VINOGRADOVA, V. A. SHTRIK.
ADDITIONS TO THE MARINE ALGAE FLORA OF THE NORTHERN SEAS OF RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии
107140 Москва, ул. Красносельская, 17
Поступила 12.04.2005

По материалам с мурманского и беломорского побережий Кольского п-ова приводятся сведения о 12 видах *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*, новых для отдельных районов или для всех северных морей России.

Ключевые слова: морские водоросли, флора, дополнение, Баренцево и Белое моря.

В процессе изучения фитобентоса литорали и сублиторали мурманского и беломорского побережий Кольского п-ова летом 2003 г. обнаружены виды водорослей, новые для района исследования или для всех евразийских морей Северного Ледовитого океана. Приводимые ниже находки интересны тем, что часть из них свидетельствует о происходящих в настоящее время процессах распространения видов и расширения их ареалов.

Виды *Phaeophyta* и *Rhodophyta* расположены в порядке, принятом в работе Л. Перестенко (1994), *Chlorophyta* — в работе К. Виноградовой (1979).

При перечислении местонахождений для самых восточных пунктов в Баренцевом море и для отсутствующих на картах пунктах на побережье Белого моря указываются географические координаты.

Материал и методика

Материал собран экспедицией Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), которая работала под руководством В. А. Штрика по программе «Экосистемный мониторинг прибрежной зоны Кольского полуострова». Работы проводились от губы Печенга на западном Мурмане до устья р. Варзуга на северном побережье Белого моря с 15 июня по 6 сентября 2003 г. Материал собирался на полигонах через каждые 50—100 км побережья методом водолазных трансект перпендикулярно берегу от верхней границы литорали до нижней границы литорали или до 30—40 м глубины. Всего выполнено 140 водолазных разрезов и более 1500 станций на 16 полигонах. Собранные образцы водорослей гербаризировали и параллельно фиксировали.

Результаты и обсуждение

Chlorophyta

Derbesia marina (Lyngb.) Solier, 1847 : 158; Rueness, 1977 : 244, fig. 151; Burrows. 1991 : 184, fig. 58. — *D. tenuissima* auct. non Crouan: Виноградова, 1964 : 117.

Слоевище в виде мягких полегающих кустиков до 8 мм выс. или распростертых нитей, редко дихотомически и неправильно разветвленное. Нити 25—45 (70) мкм шир., двойные поперечные клеточные стенки расположены в месте отхождения ветвей и по длине нитей. Хлоропласты мелкие, округлые, без пиреноидов. Преимущественно в стерильном состоянии, с редкими незрелыми спорангиями (см. таблицу-вклейку, *1*).

Растет в сублиторали на глубинах от 3 до 15—20 м, редко на литорали, в мористых и полузащищенных местах бухт, преимущественно в ассоциациях ламинариевых.

Зап. Мурман: Мотовский залив, Ура-губа. Вост. Мурман: губа Долгая, о-в Бол. Олений, Семиостровье, губы Дальнезеленецкая, Ивановка (68°22′ с. ш., 38°30′ в. д.). Белое море: Три острова (67°07′ с. ш., 41°24′ в. д.).

В северных морях России вид указывался по единственной находке на литорали в губе Дальнезеленецкой как *D. tenuissima* (Виноградова, 1964), границей его распространения в европейских морях считался район северной Норвегии (Tromsë). Судя по новым местонахождениям, *Derbesia marina* можно считать постоянным компонентом флоры мурманского побережья Баренцева моря. Незначительные размеры слоевища и нечетко выраженные морфологические признаки, а также очень редко встречающиеся репродуктивные структуры хорошо согласуются с тем, что здесь вид находится на краю ареала.

Codium fragile (Suringar) Hariot, 1889 : 32; Silva, 1957 : 120, fig. 2—8; tab. I, *2*; II, *1*; Rueness, 1977 : 246, fig. 152.

Слоевище морфологически неразвитое, в виде коротких, 1—3 мм выс., пенечков, образованных утрикулами, с обильной нитевидной протонемой в основании. Нити 35—71 мкм шир., с единичными двойными поперечными клеточными стенками. Утрикулы слегка булавовидные (70) 100—200 мкм шир., на верхушке с узким выступом — остроконечием до 25 мкм дл. Волоски единичные, гаметангии отсутствуют (см. таблицу-вклейку, *2*).

Встречен на глубине 3—5 м, на камнях, в полузащищенных от прибоя участках бухт, среди красных водорослей (*Rhodomela confervoides*, *Polysiphonia fucoides* и др.), в ассоциации ламинариевых.

Мотовский залив, бухта Вичаны (69°28′ с. ш., 32°38′ в. д.), Ура-губа.

Известная северная граница распространения вида у берегов Европы находится в северной Норвегии (Тромсё). Нахождение вида за пределами этой границы в форме единичных морфологически неразвитых растений, не образующих популяций. свидетельствует о начальных «попытках» расширения ареала и современной инвазии вида на восток.

Urospora wormskjoldii (Mert.) Rosenvinge, 1893 : 920, fig. 36, 37; Виноградова. 1979 : 79, рис. 49, табл. V, *5*, *6*.

Нити до 10 см дл., клетки от цилиндрических 30—80 мкм шир. в нижней части нитей до бочонковидных 300—700 мкм шир. в верхней (см. таблицу-вклейку, *3*).

Растет в сублиторали на глубине 4—21 м, на камнях и корковых кораллиновых, в мористых хорошо аэрируемых частях бухт.

Вост. Мурман: о-в Бол. Олений (69°01′ с. ш., 36°28′ в. д.).

У берегов Европы севернее Тронхеймс-фьорда не указывался. Однако известен из Арктической Канады, Гренландии, Шпицбергена, Ян-Майена, о-ва Медвежий. Поэтому находку вида на восточном Мурмане логично считать результатом более тщательного исследования сублиторали данного района. Новое местонахождение, расширяя представления о распространении вида, не меняет характеристики его ареала как амфибореального.

Phaeophyta

Climacosorus mediterraneus Sauvageau, 1933 : 189; fig. 1—3; Hamel, 1931—1939 : XVIII, fig. 61, I; Jaasund, 1965 : 40, fig. 11.

Нити 1—3 мм дл., 16—21 (23) мкм шир., с редкими ветвями 1—2 порядков. Некоторые короткие боковые веточки ризоидообразны. Клетки с тонкими стенками, длина превышает ширину в (2) 3—5 раз. Настоящие волоски терминальные и латеральные, имеются интеркалярные зоны роста. Хлоропласты дисковидные или коротко лентовидные, расположенные разреженно. Одногнездные спорангии 20—27 мкм в диам., сидячие, развиваются группами-гроздьями в основании и по длине вертикальных нитей в результате нескольких делений 1 мелкой материнской клетки, от которой наряду со спорангиями возникают боковые ветви (см. таблицу-вклейку, *4*).

Обнаружен на *Pylaiella litoralis*, на глубинах 5—7 м в сообществе красных водорослей.

Белое море: Горло (66°34′ с. ш., 40°50′ в. д.).

Редкий вид, известный по отдельным указаниям в Средиземном море (Villefranche—Sauvageau, 1933), на атлантическом побережье Франции (Роскоф—Feldmann, Magne, 1964), в северной Норвегии (Jaasund, 1965). Второй вид рода описан из залива Петра Великого, Японское море (Перестенко, 1994). Такое распространение позволяет говорить о роде как об умеренно-тепловодном по происхождению. Расширение ареала на север и проникновение *C. mediterraneus* в высокобореальные воды уместно объяснить относительно недавней инвазией и увязать ее с потеплением климата.

Mikrosyphar polysiphoniae Kuckuck, 1897 : 29.

Эндофит *Polysiphonia urceolata.*

Встречен на глубине 2 м в мористой части бухты.

Вост. Мурман: Семиостровье (68°45′ с. ш., 37°31′ в. д.).

Впервые указывается для мурманского побережья Баренцева моря, известен из морей российской Арктики (Виноградова, 1999). Тем самым можно говорить о сплошном распространении этого бореально-арктического вида вдоль побережья Европы и Азии от северной Испании до Чукотского моря.

M. porphyrae Kuckuck, 1897 : 27.

Эндофит *Porphyra*. Слоевище в виде пятен до 0.5 мм в диам. из радиально расходящихся неправильно разветвленных однорядных нитей, местами псевдопаренхимное. Клетки 3—6 мкм шир., от почти изодиаметрических в середине до заметно вытянутых и изломанных по периферии. Волоски редкие. Многогнездные зоидангии короткие, из 2—4 клеток, выходящие на поверхность слоевища базифита.

Встречен на *Porphyra* sp. на глубине 2 м в мористой части бухт.

Вост. Мурман: Семиостровье (о-в Вешняк). Белое море: Три острова (67°7′ с. ш., 41°24′ в. д.).

В российских морях не указывался. Известная ближайшая граница распространения вида — побережье северной Норвегии, где он является редким видом.

Ralfsia ovata Rosenvinge, 1893 : 900, fig. 30; Jónsson, 1903 : 142, fig. 1.

Вертикальные нити плотно сомкнутые, простые или иногда вильчато разделенные, из многих (до 16) клеток. Клетки на вертикальном срезе через корку 11—17 мкм шир., высота их меньше ширины, местами равна ей. Хлоропласт 1. Одногнездные спорангии латеральные, по 1—2, редко по 3, на парафизах. Парафизы не сомкнутые, простые, из 3—5 удлиненных клеток, булавовидные, терминальные клетки с усеченной верхушкой и с толстым слизистым колпачком (см. таблицу-вклейку, *5*).

Найден на глубине 10—16 м в мористой части бухты в ассоциации ламинариевых, вместе с корковыми кораллиновыми.

Вост. Мурман: о-в Бол. Олений, губа Ивановка (68°21′ с. ш., 38°30′ в. д.). Белое море: Горло (66°07′ с. ш., 39°18′ в. д.).

Обнаруженные образцы отнесены к *R. ovata*, поскольку имеют 1 хлоропласт и соответствуют характеристике вида, данной при первоописании, отличаясь лишь недоразвитыми спорангиями. Наиболее крупные из них достигали размеров 18 × × 11 мкм. Подобные неразвитые спорангии отмечает H. Jónsson (1903) у исландских образцов этого вида. Многогнездные зоидангии не обнаружены, поэтому вопрос о возможной конспецифичности данного вида и *Lithoderma fatiscens*, вида, которому приписываются подобно расположенные многогнездные зоидангии, здесь не обсуждается. Вид известен с побережья юго-западной Гренландии и Исландии. Поскольку в северных морях многие мягкие корковые бурые водоросли чаще можно встретить в стерильном состоянии и редко с репродуктивными структурами, такое распространение вида можно объяснить тем, что он пропускался при флористических исследованиях. По-видимому, ареал вида более широк, чем известно в настоящее время.

Fosliea curta (Foslie) Reinke, 1892 : 45; Jaasund, 1960 : 174, fig. 1, 2B. — *Phloeospora curta* (Foslie) Jaasund, 1965 : 81. — *Pylaiella curta* Foslie, 1887 : 181.

Слоевище в виде пучочков или небольших дерновинок до 1 см выс. Нити 20—30 (45) мкм шир., в разной степени многорядные в средней части, однорядные и более тонкие в основании и у верхушки слоевища. Ветви относительно редкие, супротивные, длинные. В месте возникновения ветвей клетка подвергается последовательным продольным делениям с образованием 4 клеток, из которых 2 внешние дают начало ветвям. Многогнездные зоидангии обильные, длинными сериями по всему слоевищу, кроме базальной части.

Эпифит *Laminaria digitata*, встречен на глубине 1—5 м.

Зап. Мурман: Печенга. Кольский залив (о-в Сальный — 69°01′ с. ш., 33°27′ в. д.).

Таксономический статус вида до конца не ясен. В ранних работах, начиная с J. Reinke (1892), он трактовался преимущественно как форма развития *Isthmoplea sphaerophora* с многогнездными зоидангиями. Однако после обнаружения у *I. sphaerophora* Myrionema подобной стадии с однорядными многогнездными зоидангиями (Jaasund, 1961) *Fosliea curta* трактуется как самостоятельный вид, относимый к разным родам. Здесь он приводится в понимании P. Pedersen (1984). Известен только с побережья северной Норвегии и Ньюфаундленда.

Laminaria solidungula J. Agardh, 1868 : 3; tab. 1.

Встречен на глубине 10 м в мористых условиях в ассоциации ламинариевых.

Белое море: Горло (66°06′ с. ш., 39°18′ в. д.).

Арктический вид, широко распространенный в Северном Ледовитом океане, впервые указывается в Белом море. Это вторая находка вида в Белом море. Первая — у Соловецких островов — принадлежит Т. А. Михайловой (неопубликованные данные). Встречен в виде единичных мелких экземпляров. Поскольку виды *Laminaria* являются объектом многолетних специальных иседедований в Белом море, вряд ли новые находки этого легко идентифицируемого вида можно объяснить тем, что он ранее был просто пропущен при сборах. Скорее, это результат недавнего проникновения вида в море.

Rhodophyta

Clathromorphum circumscriptum (Stroemf.) Foslie, 1898 : 5; Lebednik, 1977 : 64, fig. 3, a—d, 5; Перестенко, 1994 : 55, табл. LVI.

Корки округлых очертаний, тонкие, менее 1 мм толщ., с плотно прилегающим краем, розово-фиолетовые с белесовато-сероватым оттенком, с ровной матовой поверхностью. Споровые концептакулы около 250 мкм в диам. (незрелые), с вогнутым или плоским сводом, почти не выступающие над поверхностью корки, без четко выраженного ободка, расположенные густо отдельными пятнами (см. таблицу-вклейку, *7*).

Растет в ваннах нижнего горизонта литорали и в сублиторали до глубины 8—12 м в мористых и полузащищенных условиях.

Зап. Мурман: Ура-губа. Вост. Мурман: Семиостровье (о-в Харлов — 68°48′ с. ш., 37°22′ в. д.). Белое море: Кошкаранцы (66°17′ с. ш., 36°23′ в. д.), Три острова (67°07′ с. ш., 41°23′ в. д.).

В северных морях России *C. circumscriptum* указывается впервые, при этом в изученном материале найден только этот вид рода, тогда как известный на Мурмане и в Белом море по литературным данным близкий вид *C. compactum* не обнаружен. Указания последнего требуют проверки, так как не исключено, что они относятся к *C. circumscriptum.*

Leptophytum laeve (Stroemf.) Adey, 1966 : 324, tab. V, 21, 22; VIII, 35—37, 39—41; XI, 60—62; XII, 63—75; XIII, 76—80; XIV, 81—90; Rueness, 1977 : 61, tab. VI, 3.

Корки около 300 мкм толщ., плотно прилегающие к субстрату, молодые — округлые, розовые с фиолетовым оттенком, с гладкой блестящей поверхностью, края ровные или лопастные, с белой каймой и нечеткими концентрическими штрихами. Клетки гипоталлия 20—60 × 9—15 мкм, периталлия — 9—12 мкм шир., почти изодиаметрические, меристемы — 6—7 × 4—6 мкм, уплощенные. Эпиталлий однослойный, из клеток 7—9 мкм шир., с выпуклой наружной стенкой. Концептакулы заметно выступающие над поверхностью корки. Споровые концептакулы 300—600 мкм в диам., с плоским сводом (см. таблицу-вклейку, *8*).

Растет в сублиторали на глубине 5—20 м, преимущественно в мористых участках бухт в ассоциациях ламинариевых и красных водорослей.

Вост. Мурман: губа Ивановка (68°21′ с. ш., 38°30′ в. д.). Белое море: мыс Бабий Нос (66°23′ с. ш., 40°29′ в. д.), Три острова (67°07′ с. ш., 41°23′ в. д.).

В северных морях России вид указывается впервые. В районе исследования он обнаружен наряду с указанным здесь ранее *Leptophytum foecundum* (Kjellm.) Adey

(*Lithothamnion foecundum* Kjellm. — Зинова, 1955). Последний был найден в Кольском заливе и в Горле Белого моря на глубине 14—20 м. Он отличается от *L. laeve* более лиловатой окраской, более угловатыми и мелкими, плотнее расположенными клетками периталлия, споровыми концептакулами с вогнутым сводом и четко выраженным краевым ободком, незначительно выступающими над поверхностью корки и образующимися в очень большом количестве.

Trailliella intricata Batters, 1896 : 10.

Слоевище однорядно нитчатое. Нити стелющиеся и вертикальные сходного строения, 22—45 мкм шир., прикрепляющиеся короткими лопастными ризоидами-прицепками, негусто неупорядоченно разветвленные. Ветви длинные и короткие, поочередные, сближенно односторонние в нижней части и псевдодихотомические у верхушек нитей. Клетки цилиндрические или суженные у концов, отношение длины к ширине 1—2 (3) : 1. Хлоропласты дисковидные. Характерные для вида мелкие железистые клетки в местах сочленения клеток нитей многочисленные или редкие, иногда отсутствуют. Тетраспорангии сериями по 2—5 (см. таблицу-вклейку, *б*).

Растет от нижнего горизонта литорали до глубины 25 м на камнях и водорослях, в ассоциациях ламинариевых, красных водорослей, среди колоний мидий. В изученном материале в стерильном состоянии или с незрелыми тетраспорангиями.

Зап. Мурман: Мотовский зал., Ура-губа.

T. intricata — тетраспорофит *Bonnemaisonia hamifera*, ареал которого простирается существенно севернее ареала гаметофита. Только тетраспорофитом вид *B. hamifera* представлен на Шетландских и Фарерских островах, в Исландии, на побережье северной Норвегии, Лабрадора, Ньюфаундленда, Квебека. Появление вида на побережье западного Мурмана свидетельствует о современном расширении его ареала на восток. В этой связи интересно отметить имеющиеся в литературе указания на способность вида к быстрому распространению и на процесс инвазии вида на север вдоль побережья Скандинавии в течение XX в. (Printz, 1926).

Благодарности

Работа осуществлена в рамках и при финансовой поддержке программы «Биологическое разнообразие».

Иллюстрации к статье выполнены О. Ю. Яковлевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Новые для Мурмана виды водорослей. II // Новости систематики низших растений. М., 1964. С. 114—119.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей. Зеленые водоросли. Л., 1979. 146 с.

Виноградова К. Л. Распространение водорослей — макрофитов в арктических морях России // Новости систематики низших растений. М., 1999. Т. 33. С. 14—24.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М., 1955. 220 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Agardh J. Bidrag till kännedomen af Spetsbergens Alger // Kongl. Sv. Vetensk. — Akad. Handl. 1868. Bd 7, N 8. S. 1—12.

Batters E. A. L. Some new British marine algae // J. Bot. 1896. Vol. 34. P. 6—11.

Burrows E. M. Seaweeds of the British Isles. Vol. 2. *Chlorophyta.* London, 1991. 238 p.

Feldmann J., Magne F. Additions a l'inventaire de la flore de Roscoff // Trav. Stat. Mar. Roscoff, N. S. 1964. N 15. P. 1—23.

Foslie M. Nye havsalger // Tromsø Mus. Aarsh. 1887. Bd 10. S. 175—197.

Hamel C. Phéophycées de France. Paris, 1931. Fasc. 1. P. 1—80.

Hariot P. Algues // Mission scientifique du Cap Horn, 1882—1883. T. 5. Botanique. Paris, 1889. P. 3—109.

Jaasund E. Fosliea curta (Fosl.) Reinke and *Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm. // Bot. Marina. 1960. Vol. 2. Fasc. 1/2. P. 175—182.

Jaasund E. Further studies of *Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm. // Bot. Marina. 1961. Vol. 2. Fasc. 3/4. P. 215—222.

Jaasund E. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway // Bot. Gothoburg. 1965. IV. P. 1—174.

Jónsson H. The marine algae of Iceland. II. *Phaeophyceae* // Bot. Tidskrift. 1903. Bd 25, H. 2. S. 141—195.

Kuckuck P. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 1—4 // Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland., N. F. 1897. Bd 2. N 1. S. 1—47.

Printz H. Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes // Norske Vidensk. Akad., Oslo. I. Mat.-Nat. Kl. 1926. N 5. S. 1—266.

Reinke J. Atlas deutscher Meeresalgen. Heft II. Berlin, 1892.

Rosenvinge L. K. Grønlands Havalger // Meddel. Grønland. 1893. H. 3, Afd. 3. S. 763—981.

Rueness J. Norsk Algeflora. Oslo, 1977. 266 S.

Sauvageau C. Sur le «Climacosorus», nouveau genre de Phéosporée // Bull. Stat. biol. Arcachon. 1933. T. 30. P. 1—128.

Silva P. Codium in Scandinavian waters // Sv. Bot. Tidskrift. 1957. Bd 51, H. 1. S. 117—134.

Solier A. J. J. Mémoire sur deux algues zoosporées devant former on genre distinct, le genre *Derbesia* // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 3. 1847. T. 7. P. 157—166.

SUMMARY

There have been first found *Derbesia marina*, *Climacosorus mediterraneus* and *Laminaria bongardiana* in the White Sea, *Codium fragile*, *Mikrosyphar polysiphoniae*, *Fosliea curta* and *Trailliella intricata* on Murman coast of Barentz Sea, *Urospora wormskjoldii*, *Mikrosyphar porphyrae*, *Ralfsia ovata*, *Clathromorphum circumscriptum* and *Leptophytum laeve* in both of these regions. 8 species of these 12 are new for all Russian Seas of the Arctic Ocean. Recorded new locations of *C. fragile*, *C. mediterraneus*, *L. bongardiana* and *T. intricata* can be assumed to be result of recent settling of species.

УДК 582.542.2

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© Т. В. Егорова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *CYPERACEAE* ДЛЯ ФЛОРЫ КАВКАЗА

T. V. EGOROVA. NEW AND RARE SPECIES OF THE *CYPERACEAE* FAMILY TO THE FLORA OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: tvegorova@mail.ru

Поступила 04.05.2005

Приводится 11 видов сем. *Cyperaceae* из родов *Pycreus*, *Kobresia* и *Carex*, являющихся новыми и редкими для Дагестана, Абхазии, Армении и Азербайджана.

Ключевые слова: *Cyperaceae*, Кавказ, Дагестан, Абхазия, Армения, Азербайджан, новые и редкие виды.

Незадолго до завершения обработки сем. *Cyperaceae* для 2-го тома издаваемой в настоящее время флористической сводки «Конспект флоры Кавказа», 1-й том которой опубликован в 2003 г., мне была передана для определения большая гербарная коллекция, собранная в 1961 г. во многих районах Дагестана экспедицией, организованной лабораторией Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Несмотря на то что сем. *Cyperaceae* в Дагестане довольно тщательно изучалось Ш. А. Гусейновым (1988), определение сборов этой экспедиции позволило выявить для флоры данного региона 4 новых и 2 редких вида рода *Carex* и 1 новый вид рода *Pycreus*.

Помимо дагестанской коллекции, мною в это же время был определен большой гербарный материал, собранный в 1948 г. Южно-Карабахской экспедицией под руководством А. А. Гроссгейма, при участии М. Э. Кирпичникова и Л. А. Смольяниновой, а также обширные гербарные сборы, сделанные в основном в 1950-е годы сотрудниками Ботанического института АН Армянской ССР (ERE) и присланные в качестве дублетных материалов в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР. В результате определения этих коллекций и других гербарных экземпляров были выявлены новые и редкие виды для Абхазии, Армении и Азербайджана.

В приводимом ниже перечне гербарных образцов новых и редких видов таксоны расположены в систематическом порядке. После цитируемых экземпляров указываются аббревиатуры ботанико-географических районов Кавказа, принятых в упомянутом выше издании «Конспект флоры Кавказа» (2003).

1. *Pycreus sanguinolentus* (Vahl) Nees. — «Абхазия, озеро Бебесыр, 1988 г., А. А. Колаковский и др.» (LE!). — ЗЗ: Абх.

Редкий на Кавказе, возможно заносный, вид, впервые приводимый для Абхазии. В Зап. Закавказье был известен в России (в районе Сочи и Адлера), а также в Грузии (Поти и Аджария).

2. *P. flavescens* (L.) Reichenb. — «Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, долина Аварского Койсу, 1961 г., Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!); «там же, Гергебильский р-н, в 9 км от с. Гергебиль, долина Казикумухского Койсу, 1961 г., они же» (LE!). — ВК: В. Сулак.

Впервые приводится для флоры Дагестана. На Восточном Кавказе был известен прежде только из Кубинского ботанико-географического района.

3. *Kobresia persica* Kük. et Bornm. (= *K. humilis* auct.). — «Армения, г. Арагац, в окрестностях оз. Севлич, альпийский пояс, каменисто-щебнистые ковры, 24 VI 1958, А. Ахвердов» (LE!). — ЮЗЗ: Араг.

K. persica (под названием *K. humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg.) указывалась на горе Арагац А. А. Гроссгеймом (1940 : 30, карта 3), о чем свидетельствует соответствующая точка на приведенной им карте 3. На основании данных Гроссгейма *K. persica* приведена из этого местонахождения в моей предыдущей работе (Егорова, 1991). Однако, как отмечает Н. С. Ханджян (2000, 2001), несмотря на многолетнее изучение флоры горы Арагац, включая и специальные поиски вида, он не был здесь обнаружен. Первые достоверные данные о произрастании *K. persica* в Армении были получены Ханджян (2000), собравшей этот вид на Памбакском хр., на горе Тежлер (Мургуз-Муровдагский ботанико-географический район). Образцы вида из этого пункта хранятся в ERE и LE.

Как недавно удалось установить, *K. persica* встречается на горе Арагац. Цитированный выше образец данного вида с этой территории был обнаружен мною при определении дублетного гербарного материала по *Cyperaceae*, присланного в 1960-е годы из Еревана в Ленинград (LE!).

4. *Cares lasiocarpa* Ehrh. — «Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, между селами Хунзах и Харани, близ перевала в долину Аварского Койсу, болотистый луг, 26 VII 1961, № 4152, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!). — ВК: В. Сулак.

Вид впервые приводится для флоры Дагестана и Восточного Кавказа в целом. На Кавказе является редким растением, известным из немногих пунктов в Зап. Предкавказье, Зап. и Центр. Кавказе и Зап., Центр. и Южн. Закавказье.

5. *C. serotina* Mérat. (= *C. oederi* auct. non Retz.). — «Дагестанская АССР, Гергебильский р-н, в 9 км от с. Гергебиль по дороге к с. Хаджалмаха. Долина Каркумухского Койсу, выс. 800—1300 м, 13 VII 1961, № 3385, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!). — ВК: В. Сулак.

Впервые приводится для флоры Дагестана. Кроме того, цитированное местонахождение является единственным достоверным местом сбора этого вида на Кавказе, где он прежде был известен по двум гербарным образцам, собранным коллектором Лаговским (Lagowski) в конце XIX в.: «Stavropol gub. Ssablja, Lagowski» (LE!) и «Ssaganlug, Lagowski» (LE!). Согласно указаниям В. И. Кречетовича (1935 : 336) и А. А. Гроссгейма (1940 : 262—264), тексты этикеток Лаговского бывают недостоверными. Это особенно справедливо в отношении этикетирования им образцов *Carex*. Имеется еще ряд видов осок (например, *Carex montana* L., *C. pilulifera* L., *C. ornithopoda* Willd., *C. ericetorum* Poll.), известных на Кавказе только по сборам Лаговского, и более никем на Кавказе не обнаруженных (Егорова, 1991). Следует заметить также, что известны 3 пункта с названием Саганлуг (Ssaganlug). Один из них (Соганлути) расположен в Триалетско-Нижнекарталинском (Триал-Н. Карт.) районе флоры Кавказа, другой (Саганлых) — в Дарелегисском (Дар.), а третий — в Турции, о чем может свидетельствовать приведенная Н. С. Ханджян (1990 : 160) цитата типа *Anthemis melanoloma* Trautv. («In montibus Ssaganlug Turciae asiaticae, Lagowski»).

Приведенное выше кавказское местонахождение *C. serotina* значительно изолировано от основного евросибирского ареала этого вида. Ближайшее к Кавказу местонахождение — на юге Украины (Причерноморье).

6. *C. depressa* Link subsp. *transsilvanica* (Schur) Egor. (= *C. transsilvanica* Schur, = *C. euxina* (Woronow et Marc.) V. Krecz.). — «Азербайджанская ССР, Гадрутский р-н, с. Доммы, 1948 г., М. Э. Кирпичников, Л. А. Смольянинова» (LE!). — ЮЗ: Ю. Караб.

На территории Азербайджана вид прежде был известен только в Ленкорани. Нами данное растение впервые приводится еще для одного региона этой республики — Южного Карабаха.

7. *C. liparocarpos* Gaud. subsp. *bordzilowskii* (V. Krecz.) Egor. (= *C. bordzilowskii* V. Krecz.). — «Дагестанская АССР, Табасаранский р-н, выше с. Хузни, 1961, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!); «там же, в 20 км к западу от г. Махачкалы, к югу от с. Кумторкала, 1961 г., они же» (LE!). — ВК: Ман.-Самур.

Очень редок на Восточном Кавказе, где известен также в окрестностях сел Хоредж и Самур (Дагестан), в районе г. Грозного (Чечня) и окрестностях пос. Кусары (Азербайджан).

8. *C. supina* Wahlenb. — «Дагестанская АССР, с. Кумторкала в 20 км к западу от г. Махачкалы, 1961 г., Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!). — ВК: Ман.-Самур.

Второе известное в Дагестане местонахождение вида; прежде был известен из окрестностей Буйнакска. Помимо Дагестана, на Вост. Кавказе известен только в районе г. Грозного.

9. *C. hartmanii* A. Cajand. — «Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, между селами Хунзах и Харани, близ перевала в долину Аварское Койсу, болотистый луг, 26 VII 1961, № 4151, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!). — ВК: В. Сулак.

Впервые приводится для Дагестана и является новым видом для флоры Вост. Кавказа. Редкое растение на Кавказе.

10. *C. cespitosa* L. — «Армения, южные отроги Мокрых гор, верховья р. Дзорагет, в 2 км к югу от Лорийского совхоза, на увлажненных местах, 1600—1700 м, 20 VII 1952, А. Ахвердов, Н. Мирзоева» (LE!). — ЦЗ: Лори; «Армения, Кироваканский р-н, с. Гамзачиман, высокогорный луг, 13 VI 1961, АШ [Ш. Асланян], РК [Р. Карапетян]» (LE!). — ВЗ: Мург.-Муровд.

Очень редкий в Закавказье, и в частности в Армении, вид. Впервые приводится для находящегося на этой территории ботанико-географического района Лори по дублетному, ранее не определенному гербарному материалу, переданному в 1950—1960-е годы из Еревана (ERE) в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (LE!). Из второго приведенного выше местонахождения мне впервые стали известны образцы вида из Восточного Закавказья (ВЗ).

11. *C. appropinquata* Schum. — «Дагестанская АССР, Хунзахский р-н, между селами Хунзах и Харани близ перевала в долину Аварского Койсу, болотистый луг, 26 VII 1961, № 4153, Н. Н. Цвелёв, С. К. Черепанов, Г. Н. Непли, А. Е. Бобров» (LE!). — ВК: В. Сулак.

Вид впервые приводится для Дагестана и является также новым видом для флоры Вост. Кавказа.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49600) и гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (проект № НШ-2198.3003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гусейнов Ш. А. Новые и редкие для флоры Дагестана виды сем. *Cyperaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1488—1490.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. 202 с.

Кречетович В. И. Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 111—464.

Ханджян Н. С. Род *Anthemis* L. (*Asteraceae*) в Южном Закавказье // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 152—163.

Ханджян Н. С. Род *Kobresia* Willd. (*Cyperaceae*) в Армении // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 11—14.

Ханджян Н. С. Род *Kobresia* Willd., Кобрезия // Флора Армении. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 453—456.

SUMMARY

11 new and rare species of the *Cyperaceae* family, from the genera *Pycreus*, *Kobresia*, and *Carex* are recorded from Daghestan, Abkhazia, Armenia, and Azerbaijan.

УДК 581.9 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© Т. В. Иваныкина

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БЛАГОВЕЩЕНСКОМ ЗАКАЗНИКЕ (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

T. V. IVANYKINA. NEW FLORISTIC RECORDS IN BLAGOVESCHENSKY PRESERVE (AMUR REGION)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)310-193
E-mail: botany@eastnet.febrar.ru
Поступила 10.02.2005

Приводятся данные о 14 новых видах сосудистых растений для флоры Благовещенского заказника. Впервые для Нижне-Зейского флористического района, принятого в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», приводятся: *Alopecurus longiaristatus*, *Cyperus fuscus*, *Dichostylis limosa*, *Eriophorum medium*, *Truellum sagittatum*.

Ключевые слова: сосудистые растения, флора, Амурская обл., Благовещенский заказник.

Благовещенский заказник расположен в Благовещенском р-не Амурской обл. в междуречье Амура и Зеи. Общая площадь заказника составляет 48 тыс. га (Особо..., 2000) (рис. 1).

Фрагментарные флористические исследования на территории Благовещенского заказника проводились неоднократно еще до его организации в 1995 г. (Маак, 1859; Максимович, 1862; Корецкая, 1962; Гриценко, Дымина, 1976). Относительно полно во флористическом отношении изучено лишь урочище «Мухинка» (Природные..., 2002) и входящий в этот участок Ботанический сад АМУРНЦ ДВО РАН (Старченко, Дарман, 2001), территория которого составляет около 5 % заказника. Предварительный список флоры Благовещенского заказника, составленный по имеющимся литературным данным, включает 736 видов сосудистых растений, относящихся к 104 семействам и 382 родам.

В 2003—2004 гг. автором на территории заказника были начаты планомерные флористические исследования (Иваныкина, 2004), которые проводились детально-маршрутным методом. Маршруты охватывали район оз. Песчаного, поселков Верхнеблаговещенск, Чигири, Новинка, а также Аэропортовскую и Новотроицкую автодороги с прилегающими территориями и речные берега вдоль Амура и Зеи (рис. 2). В результате исследований было выявлено 14 новых видов сосудистых растений для флоры Благовещенского заказника. Ниже дан список видов в алфавитном порядке латинских названий, которые приведены согласно сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996). После названия вида

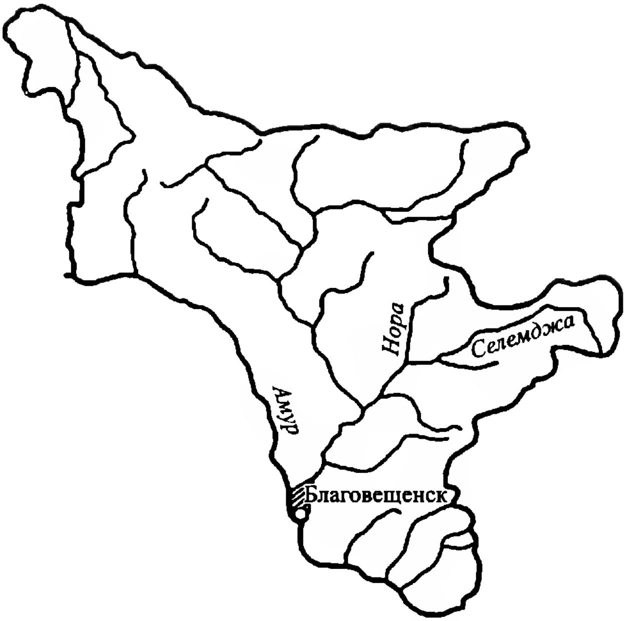


Рис. 1. Месторасположение Благовещенского заказника на территории Амурской обл.

приводится номер места сбора данного растения (рис. 2), его местонахождение, местообитание, дата сбора, номер гербарных образцов, а также информация о характере распространения новых для заказника видов в пределах российского Дальнего Востока. Все гербарные сборы сделаны автором статьи, поэтому фамилия коллектора опущена.

Alopecurus longiaristatus Maxim. — (1). В 1.5 км к западу от пос. Аэропорт, сухой луг, 19 VI 2004, № 31. Приведенное местонахождение расположено на северо-западном пределе распространения вида. Указан внервые для Нижне-Зейского флористического района.

A. pseudobrachystachyus Ovcz. — (2). В 1 км к востоку от пос. Чигири, сухой луг, 30 VI 2004, № 32. Данное местонахождение расположено на юго-восточном пределе распространения вида. Вид занесен в «Красную книгу Амурской области» (Старченко и др., 1995).

Artemisia manshurica (Kom.) Kom. — (3). В 1 км к северу от пос. Верхнеблаговещенск, дубовый лес, 30 VIII 2003, № 60. Указанное местонахождение расположено на западной границе распространения вида.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — (4). Окрестности оз. Песчаного — 200 м к западу, дубовый лес, 26 VI 2003, № 30.

Carex loliacea L. — (5) Окрестности туристической базы «Мухинка» — 300 м к югу, смешанный лес, 27 V 2003, № 6.

C. sabynensis Less. ex Kunth — (6). 7-й километр Аэропортовской трассы, в 1 км к западу от трассы, смешанный лес, 1 VI 2003, № 7.

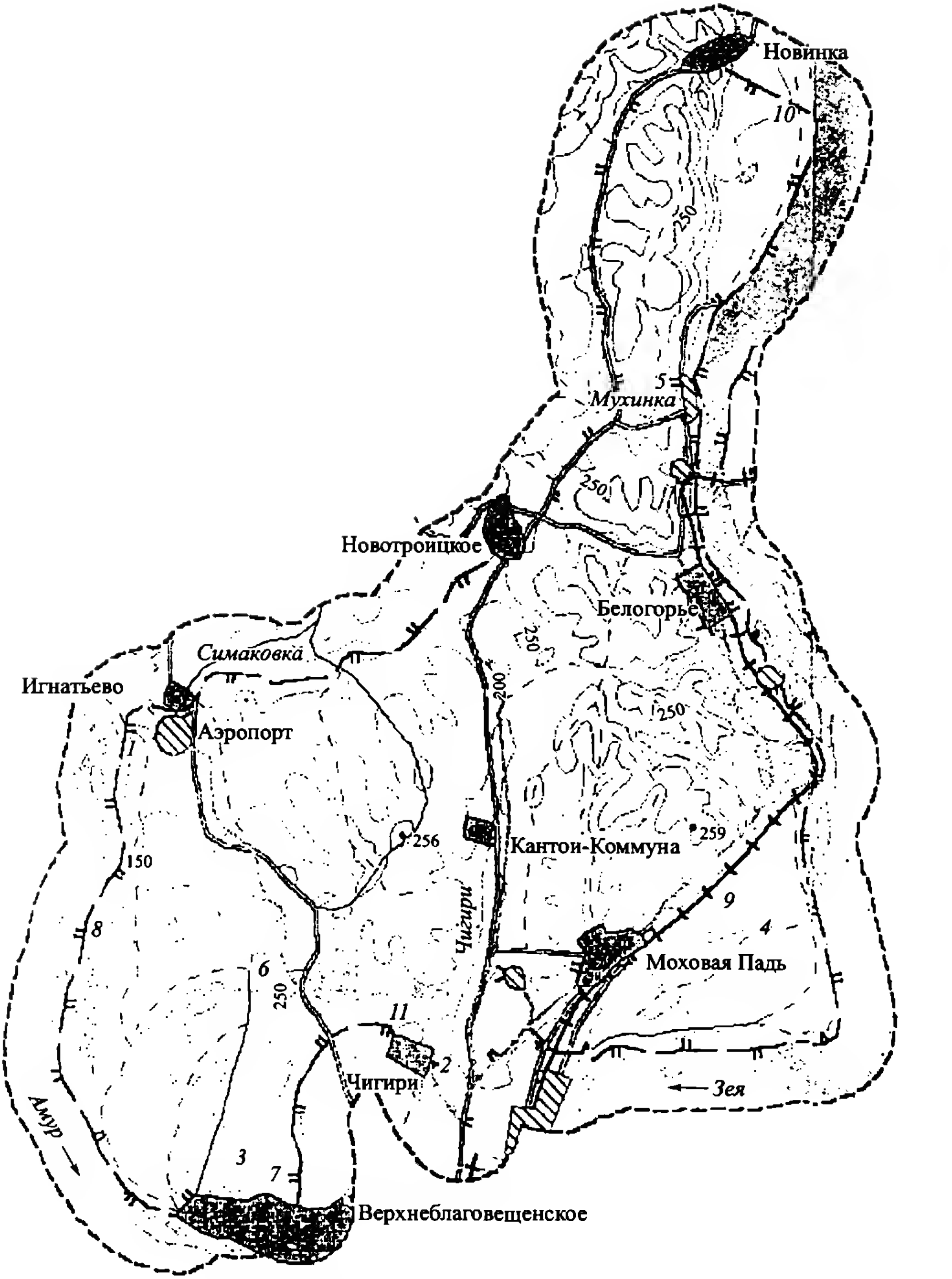


Рис. 2. Картосхема Благовещенского заказника.

1—11 — места сбора флористического материала.

C. ulobasis V. Krecz. — (7). Окрестности пос. Верхнеблаговещенск — 500 м к северу, кустарниковые заросли, 01 VI 2003, № 8. Указанное местонахождение расположено на северо-западном пределе ареала вида.

Cyperus fuscus L. — (8). В 8 км северо-западнее от пос. Верхнеблаговещенск, ивовые заросли, 09 VIII 2004, № 2. Приведен впервые для Нижне-Зейского флористического района.

Dichostylis limosa (Maxim.) A. E. Kozhevnikov — (8). В 8 км северо-западнее от пос. Верхнеблаговещенск, ивовые заросли, 09 VIII 2004, № 3. Местонахождение расположено на северо-западном пределе распространения вида. Приведен впервые для Нижне-Зейского флористического района.

Drosera anglica Huds. — (9). Окрестности оз. Песчаного — 100 м к северу, болото, 26 VII 2004, № 67.

Eriophorum medium Anderss. — (10). В 2 км юго-восточнее от пос. Новинка, болото, 20 V 2003, № 5. Приведен впервые для Нижне-Зейского флористического района.

Oxycoccus palustris Pers. — (9). Окрестности оз. Песчаного — 100 м к северу, болото, 20 V 2004, № 71.

Pogonia japonica Reichenb. — (9). Окрестности оз. Песчаного — 100 м к северу, болото, 30 VI 2004, № 72. Указанное местонахождение расположено на западном пределе ареала вида. Вид занесен в «Красную книгу Амурской области» (Старченко и др., 1995).

Truellum sagittatum (L.) Soják — (11). Окрестности пос. Чигири — 300 м к северу, опушка соснового леса, 16 VIII 2003, № 28. Данное местонахождение расположено на северо-западном пределе основного распространения вида. Приведен впервые для Нижне-Зейского флористического района.

Благодарности

Автор благодарит А. Е. Кожевникова, Н. С. Пробатову и В. Ю. Баркалова за помощь в определении и уточнении определений видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гриценко Н. В., Дымина Г. Ф. Новые виды для флоры Амурской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 239—242.

Иваныкина Т. В. Растительный покров Благовещенского государственного природного заказника и современные проблемы его изучения // Молодежь XXI века — шаг в будущее: Матер. конф. в 4 томах. Благовещенск, 2004. Т. 3. С. 4—5.

Корецкая Л. А. Природные условия и естественные кормовые ресурсы бассейна реки Амур. М., 1962. 131 с.

Маак Р. К. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению сибирского отдела ИРГО в 1855 г. / Изд. С. Ф. Соловьева. СПб., 1859. VIII, 320, 211, VIII, XIX с.

Максимович К. И. Амурский край: Из ботанического сочинения. Приложение ко 2-му тому записок Имп. академии наук. № 2. СПб., 1862. 90 с.

Особо охраняемые природные территории Амурской области: справочник / Под ред. Ю. А. Дварман, Ю. И. Кириченко, В. П. Кудинова и др. Благовещенск, 2000. 42 с.

Природные комплексы урочища «Мухинка» / Под ред. Ю. А. Дармана, А. Н. Стрельцова. Благовещенск, 2002. 172 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; СПб., 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флора Ботанического сада АМУРНЦ ДВО РАН // Интродукционные центры Дальнего Востока России: итоги исследований. Владивосток, 2001. С. 161—173.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

SUMMARY

14 species of vascular plants are found for the first time in Blagoveschensky Preserve. 5 of them are new floristic records for Nizhne-Zeisky floristic region.

УДК 582.669.2

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 10

© Г. А. Лазьков,[1] И. Д. Илларионова[2]

SILENE GUBANOVII — НОВЫЙ ВИД РОДА *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) ДЛЯ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

G. A. LAZKOV, I. D. ILLARIONOVA. *SILENE GUBANOVII*, A NEW SPECIES OF THE GENUS SILENE (*CARYOPHYLLACEAE*) FOR KAZAKHSTAN FLORA

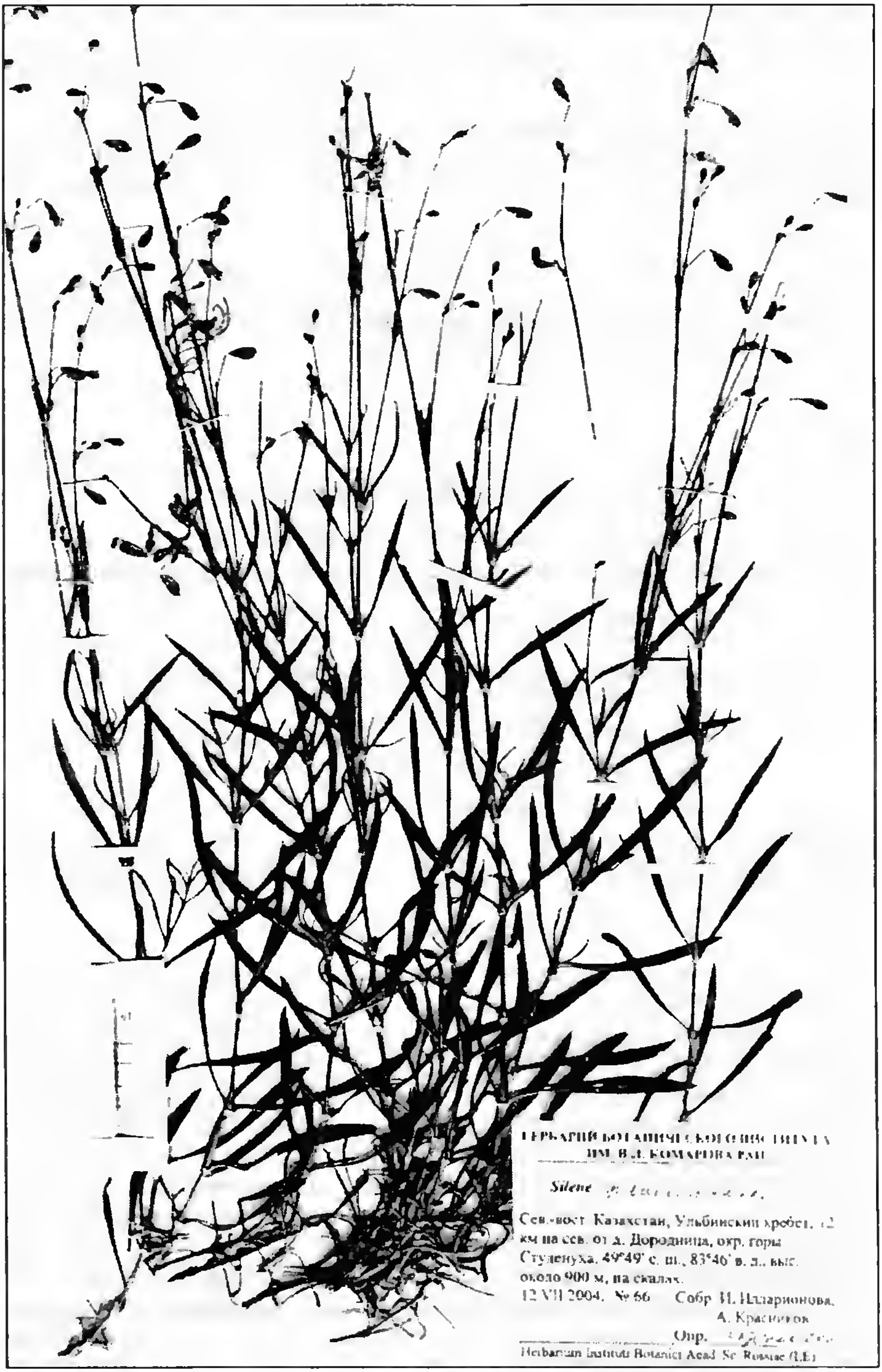
[1] Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071 Бишкек, пр. Чуй 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий (LE)
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ireneillar@yandex.ru
Поступила 12.04.2005

Вид *Silene gubanovii* Lazkov впервые указан для флоры Казахстана. Приводятся дополненное морфологическое описание вида и карта его распространения. Показаны отличия *Silene gubanovii* от некоторых других видов рода.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Silene gubanovii*, Казахстан.

Недавно одним из авторов статьи (Лазьков, 1994) был описан вид *S. gubanovii* Laskov из секции *Holopetalae* Schischk. ex Chowdhuri с территории западной Монголии. В дальнейшем вид был обнаружен в гербарных сборах из Китая: «Xinjing, Altai, Qinghe, № 7306, 29 VIII 1956, R. C. Ching» (Lazkov, 1999). Во время экспедиции 2004 г. в Казахстан также был найден экземпляр данного вида, являющегося новинкой для флоры этой республики: «Сев.-вост. Казахстан, Ульбинский хребет, 12 км на сев. от д. Дородница, окр. горы Студенуха, 49°49′ с. ш. 83°46′ в. д., выс. около 900 м, на скалах, № 66, 12 VII 2004, И. Илларионова, А. Красников». Образец (рис. 1) хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Карта ареала вида представлена на рис. 2.

Во «Флоре Казахстана» (Байтенов, Павлов, 1960) из района 22 — Алтай, к которому относится Ульбинский хр., приводится только 1 вид секции *Holopetalae* — *S. sibirica* (L.) Pers., от которого наши растения, несомненно, отличаются. Отличия данного вида от других видов секции приведены в ключе, опубликованном нами ранее (Лазьков, 1998). Необходимо отметить, что идентификация видов этой группы представляет определенную сложность, поэтому считаем необходимым привести дополненное по сравнению с протологом описание данного вида. Полезной будет и его полная цитата.



ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН

Silene [illegible]

Сев.-вост. Казахстан, Ульбинский хребет, 12 км на сев. от д. Дородница, окр. горы Студенуха, 49°49' с. ш., 83°46' в. д., выс. около 900 м, на скалах.
12 VII 2004. № 66 Собр. Н. Илларионова, А. Красников
Опр. [illegible]
Herbarium Instituti Botanici Acad. Sc. Rossiae (LE)

Рис. 1. Собранный образец *Silene gubanovii* Lazkov.

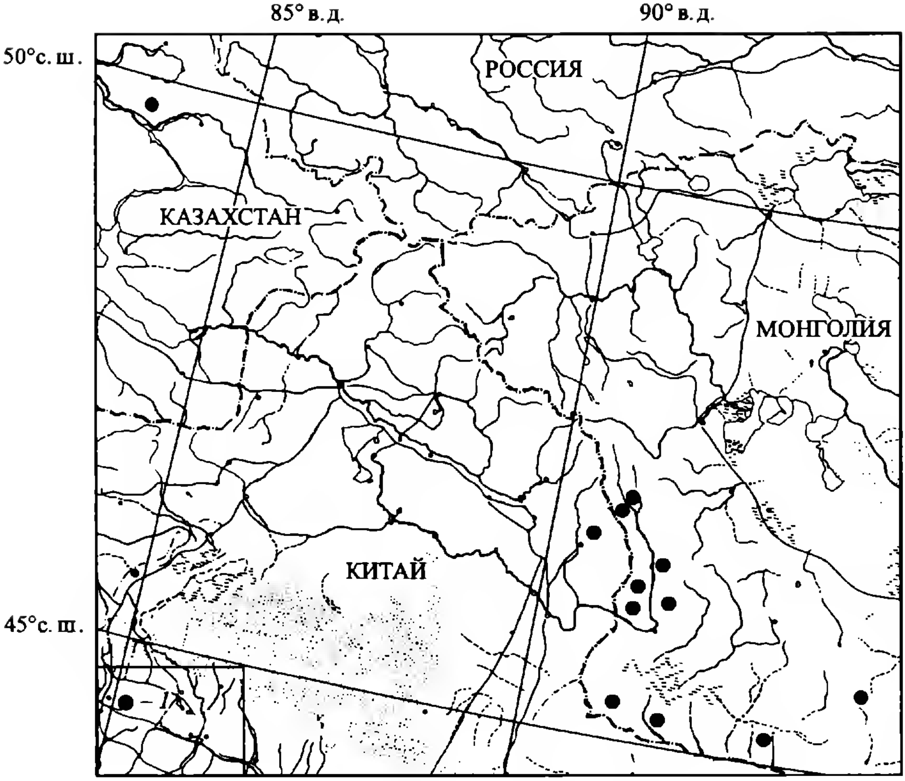


Рис. 2. Ареал *Silene gubanovii* Lazkov.
1 — точки находок *Silene gubanovii*.

S. gubanovii Lazkov, 1994, Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 99, 3 : 94. — *S. altaica* auct. non Pers.: Грубов, 1982, Опред. высш. раст. Монг.: 104, таб. XLIV, рис. 208; Кожевников, 1994, в Раст. Центр. Азии, 11 : 74, p. p. — *S. lithophila* auct. non Kar. et Kir.: Кожевников, 1994, цит. соч.: 77, p. p.

Тип: «Юго-западная Монголия, Джунгария, северный макросклон хр. Байтаг-Богдо, нижняя часть ущ. Будун-Харгайтын-гол в 15 км на восток от заставы Байтаг-Богдо Кобдоского аймака, 1800—2000 м над ур. м., 30 VII 1988, № 2480, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа, А. Л. Буданцев, Р. В. Камелин, Э. Ганболд» (MW! isotypus — LE !).

Многолетник с одревесневающим каудексом. Однолетние стебли многочисленные, 35—40 см выс., прямостоячие или приподнимающиеся, тонкие, со слегка утолщенными междоузлиями, простые или в соцветии ветвящиеся, в нижней части шероховато опушенные, в верхней — голые, клейкие. Средние стеблевые листья 4—6 см дл., 1.5—3.0 мм шир., линейно-ланцетные, на верхушке острые, на нижней поверхности с сильно выделяющейся средней жилкой, с пластинкой, часто дуговидно вверх изогнутой и вдоль сложенной, в пазухах с укороченными вегетативными побегами, жесткие, темно-зеленые, шероховато опушенные. Соцветие кистевидное или кистевидно-метельчатое. Цветки расположены в пазухах стеблевых листьев на верхушках стебля и его разветвлений. Прицветники 2.5—3.0 мм дл., ланцентные, по краю белопленчато окаймленные, реснитчатые. Цветоножки 0.7—2.0 см дл., голые, во время цветения поникающие, при плодах вверх направленные. Чашечка 0.8—1.0 см дл., 2.5—3.5 мм шир., трубчато-колокольчатая, голая; зубцы

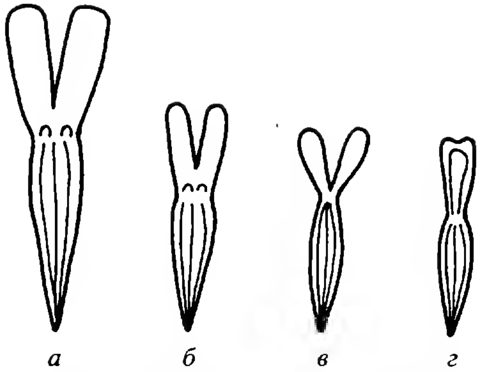


Рис. 3. Форма лепестков видов рода *Silene* L.
а — *Silene alexandrae* B. Keller, *б* — *S. altaica* Pers., *в* — *S. lithophila* Kar. et Kir., *г* — *S. gubanovii* Lazkov.

чашечки 1.0—1.5 мм дл., треугольные, по краю широко-белопленчатые, реснитчатые. Лепестки 13—14 мм дл., зеленоватые; отгиб лепестка 5—6 мм дл., на верхушке цельный или едва выемчатый; ноготок лепестка 7—8 мм дл., продолговатый, голый или редко реснитчатый по краю. Карпофор 1.5—2.5 мм дл., в нижней части коротко опушенный.

Экология. Обитает на скалах нижнего и среднего пояса гор.

Не исключено, что гербарные материалы по данному виду хранятся в различных Гербариях Казахстана и России под иеверными определениями. По габитусу, из-за узких, жестких, часто дуговидно изогнутых листьев, многие экземпляры *S. gubanovii* напоминают такие виды, как *S. lithophila* Kar. et Kir., *S. alexandrae* B. Keller или *S. altaica* Pers. Но от всех вышеперечисленных видов *S. gubanovii* отличается цельными на верхушке лепестками, а от двух последних — еще и меньшими размерами всегда неопушенной чашечки и карпофора и некоторыми другими признаками. Форма лепестков перечисленных видов приводятся на рис. 3.

Мы считаем, что некоторое сходство вегетативных органов этих видов является конвергентным, и они относятся к 3 различным секциям: *S. lithophila* Kar. et Kir. — к секции *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk., *S. altaica* Pers. и *S. alexandrae* B. Keller — к секции *Suffruticosae* (Rohrb.) Schischk., *S. gubanovii* Laskov — к секции *Holopetalae* Schischk. ex Chowdhuri.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтенов М. С., Павлов Н. В. Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* // Флора Казастана. Алма-Ата, 1960. Т. 3. С. 328—433.

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) из Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 93—94.

Лазьков Г. А. Обзор секции *Holopetalae* рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 89—95.

Lazkov G. A. About some species of *Caryophyllaceae* from Central Asia // Komarovia. 1999. T. 1. P. 41—44.

SUMMARY

Silene gubanovii Lazkov is newly recorded for the flora of Kazakhstan. A description and distribution map of the species are given. The distinctions of *S. gubanovii* from some other species are discussed.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© Т. С. Седельникова,[1] А. В. Пименов,[1] Г. С. Вараксин,[1] В. Янковска[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ

T. S. SEDEL'NIKOVA, A. V. PIMENOV, G. S. VARAKSIN, V. JANKOVSKA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME CONIFEROUS SPECIES

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic,
CZ-60300 Brno, Pořiči 3b
E-mail: jankovska@brno.cas.cz

Поступила 11.03.2005

Приведены числа хромосом представителей сем. *Cupressaceae* — *Thuja orientalis* и *Pinaceae*: *Larix decidua*, *L. gmelinii*, *L. sibirica*, *Picea abies*, *Pinus mugo*, *P. sylvestris*.

Ключевые слова: числа хромосом, *Cupressaceae*, *Pinaceae*.

Cupressaceae Bartl.

Thuja orientalis L. (= *Biota orientalis* (L.) Endl., = *Platycladus orientalis* (L.) Franko), **2n = 22,** миксоплоиды **(2n = 22, 24, 33), (2n = 19, 22, 44),** Волгоградская обл., окр. г. Калач-на-Дону, искусственные насаждения, 2003 г., Т. Седельникова.

Pinaceae Lindl.

Larix decidua Mill. (= *L. europaea* DC.), **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 21, 24),** Чешская Республика, окр. г. Карлови-Вари, 2003 г., В. Янковска.

L. gmelinii (Rupr.) Rupr. (= *L. dahurica* Turcz.), **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 22, 24), (2n = 24, 36),** Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ, правобережье р. Большой Авам в 20 км от ее устья, 2003 г., А. Пименов.

L. sibirica Ledeb., **2n = 24,** Таймырский (Долгано-Ненецкий) автомный округ, окр. г. Талнах, 2003 г., А. Пименов; Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ, окр. г. Кайеркан, 2003 г., А. Пименов; **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 36), (2n = 24, 48), (2n = 19, 20, 24, 48), (2n = 24, 25, 36), (2n = 24, 36, 48),** Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ, окр. г. Талнах, 2002 г., Г. Вараксин; **2n = 24, 2n = 24 + 1B,** миксоплоиды **(2n = 24, 48), (2n = 21, 23, 24, 27),** Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ, окр. г. Норильск, 2003 г., А. Пименов.

Picea abies (L.) Karst. (= *P. excelsa* (Lam) Link), **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 36),** Чешская Республика, окр. г. Ческе-Будеевице, 2003 г., В. Янковска.

Pinus mugo Turra (= *P. montana* Mill.), **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 48), (2n = 24, 25, 36),** Чешская Республика, окр. г. Всетин, 2003 г., В. Янковска.

P. sylvestris L., **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 36),** Чешская Республика, окр. г. Градец-Кралове, 2003 г., В. Янковска; **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 36), (2n = 24, 36, 48),** Красноярский край, Мотыгинский р-н, окр. пос. Партизанск, 2003 г., М. Сидоренко; **2n = 24,** миксоплоиды **(2n = 24, 36),** Красноярский край, Шушенский р-н, окр. пос. Шушенское, 2003 г., Н. Бажин.

Образцы сборов хранятся в Гербарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 53 (2003—2005 гг.), Интеграционного проекта СО РАН № 145, Программы РАН 12.1, Программы фундаментальных исследований президиума РАН (госконтракт № 10002-251/П-24/154-319/190-504-294), Красноярского краевого фонда науки (12F 0006C).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© В. С. Ипатов,[1] Р. В. Камелин,[2] О. И. Сумина,[3] Т. К. Юрковская[4]

ВЛАДИСЛАВ ИВАНОВИЧ ВАСИЛЕВИЧ
(к 70-летию со дня рождения)

V. S. IPATOV, R. V. KAMELIN, O. I. SUMINA, T. K. YURKOVSKAYA.
VLADISLAV IVANOVICH VASILEVICH (TO THE 70TH BIRTHDAY)

[1, 3] С.-Петербургский государственный университет
[2, 4] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 3
Поступила 13.05.2005

Владислав Иванович Василевич родился 30 сентября 1935 г. в г. Вятские Поляны Кировской обл. в семье учителя средней школы. После войны семья переехала в г. Киров, где отец Иван Пантелеймонович работал преподавателем ботаники в местном Педагогическом институте. Когда В. И. учился в старших классах школы, отец писал кандидатскую диссертацию о лугах поймы р. Вятки и В. И. сопровождал его в большей части экскурсий и поездок по пойме Вятки. В это время он узнал многие виды луговых и лесных растений и познакомился с методикой геоботанических описаний.

В 1953 г. В. И. поступил учиться на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета, который он закончил в 1958 г., пройдя специализацию на кафедре геоботаники. Наиболее сильное влияние оказали на него во время обучения в университете А. П. Шенников и А. А. Ниценко. После окончания университета В. И. был оставлен в аспирантуре, где работал над диссертацией «Геоботанический анализ сосновых боров европейской части СССР». Материалы диссертации он собирал на Кольском п-ове, в Карелии, Ленинградской, Псковской, Брянской, Кировской областях, Республике Коми, Бузулукском бору.

В 1960 г. В. И. перешел на работу в Ботанический институт (БИН) АН СССР в Лабораторию экспериментальной геоботаники, которую в то время возглавлял А. П. Шенников.

В те годы Отдел геоботаники организовывал крупные экспедиции в разные регионы страны. За время работы в БИН В. И. участвовал в экспедициях в Западном Прикаспии (Северный Дагестан и Калмыкия, 1963 г.), в Казахском мелкосопочнике (1964 и 1965 гг.), на Таймыре (1967 г.), на Полярном Урале (1969 г.). С 1971 по 1974 г. он руководил комплексными исследованиями в Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал).

С 1976 г. начались работы Северо-Западной экспедиции БИН. Маршрутными исследованиями растительности были охвачены большие части районов Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. Экспедиция собрала громадные материалы, касающиеся всех типов растительности, встречающейся на территории Северо-Запада.

В 1990-х годах, когда экспедиционные работы в прежнем объеме стали невозможны, В. И. со своими сотрудниками совершил ряд экспедиционных поездок в Кировскую обл., где изучал леса и луга области.

Еще в студенческие годы В. И. заинтересовался применением математических методов в геоботанике. Первая попытка была предпринята в дипломной работе, посвященной растительности Большого Малаховского болота в Вологодской обл. В работе над кандидатской диссертацией В. И. первым из геоботаников, и не только в нашей стране, использовал евклидово расстояние для оценки сходства между растительными сообществами. В последующие годы он много занимался межвидовыми сопряжениостями. Парциальные межвидовые сопряженности он использовал как метод оценки эдификаторной силы доминирующих видов.

В 1967 г. В. И. защищает докторскую диссертацию «Статистические методы в геоботанике». Позже в 1969 г. опубликована книга с таким же названием. В ней кроме оригинальных разработок автора содержался детальный анализ всей мировой литературы в этой области, и она до сих пор широко цитируется нашими геоботаниками. В. И. разрабатывает методику количественного анализа границ фитоценозов и предлагает понятие о ценокванте как наименьшей площади, на которой можно определить с заданной точностью обилие всех слагающих сообщество видов. На этой основе вводится понятие о клинальных фитоценозах, в которых какие-то его признаки плавно меняются в определенном направлении. Монография В. И., его статьи, выступления на конференциях и семинарах сыграли существенную роль в пропаганде статистических методов в геоботанике.

Вопросы теоретической фитоценологии и общей экологии всегда привлекали внимание В. И. Он рассматривал растительное сообщество как часть экосистемы, но подчеркивал особенности трофического уровня автотрофных организмов. Виды растений обладают слабо дифференцированными ресурсными нишами, благодаря чему виды, растущие в одном сообществе, неизбежно вступают в конкурентные отношения. Широкое перекрывание экологических амплитуд видов (ниш местообитания) приводит к фитоценотической замещаемости видов, так как воздействие видов на среду и на окружающие растения относительно неспецифично. Эти взгляды были изложены В. И. в его монографии «Очерки теоретической фитоценологии» (1983).

Классификация растительности интересовала В. И. на протяжении всей его деятельности как геоботаника. Он начинал с построения классификаций на основе индексов сходства (евклидова расстояния), но постепенно убедился, что эта задача не может быть решена чисто математическим путем. В. И. предложил вначале эвристико-статистический метод выделения растительных ассоциаций, в котором сходство сообществ анализировалось только в пределах предварительно выделенных групп, а затем полуколичественный доминантно-флористический метод, основывающийся на анализе равномерности распределения по группе сообществ групп видов со сходной экологией. Этим методом им и его сотрудниками были обработаны многие растительные ассоциации лесов Северо-Запада.

С начала 1990-х годов В. И. занимается главным образом классификацией растительности Северо-Запада. Им проведена и опубликована классификация еловых, широколиственных, мелколиственных лесов. В настоящее время В. И. работает

Выступление на конференции.

над классификацией луговой растительности, сочетая подходы эколого-фитоценотической и флористической классификаций. Под руководством В. И. было выполнено и защищено 10 кандидатских диссертаций.

В магистратуре кафедры геоботаники и экологии растений СПбГУ В. И. читает курсы «Растительность Северо-Запада России», «Геоботаническое районирование», «Очерки фитоценологии».

С 1978 по 1983 г. В. И. был ученым секретарем Всесоюзного ботанического общества, а с 1983 г. по настоящее время он — вице-президент Всесоюзного (Русского) ботанического общества.

В 1970—1980-х годах В. И. был членом и заместителем председателя Научного совета «Биологические основы изучения, преобразования и охраны растительного мира».

В 1990 г. В. И. было присвоено звание профессора, а в 1994 г. — звание заслуженного деятеля науки РФ. С 1997 г. В. И. является профессором кафедры геоботаники и экологии растений СПбГУ.

С 1979 г. заведует Лабораторией растительности лесной зоны БИН, а с 1980 по 1998 г. — Отделом геоботаники БИН.

Список научных трудов В. И. Василевича

1959. О применении статистических методов для характеристики ассоциаций // Тез. докл. II совещ. по применению математических методов в биологии. Л. С. 12—13.

1960. О применении статистических методов для характеристики ассоциаций растительности // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 2. С. 64—70.

1961. К типологии лишайниковых и брусничных боров // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 2. С. 5—15.

Сопряженность между видами и структура фитоценоза // ДАН СССР. Т. 139. № 4. С. 1001—1004.

1962. Геоботанический анализ сосновых боров европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту. 19 с.

О количественной мере сходства между фитоценозами // Проблемы ботаники. № 6. С. 83—94.

О связи возобновления сосны с нижними ярусами леса // Бот. журн. Т. 47. № 9. С. 1383—1387.

[Рец.] *P. F. Maycock, J. T. Curtis.* The phytosociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lakes region // Бот. журн. Т. 47. № 5. С. 755—757.

1963. Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза // ДАН СССР. Т. 148. № 1. С. 214—216.

Опыт морфологического анализа лугового континуума // Бот. журн. Т. 48. № 11. С. 1653—1659.

Статистический подход к растительной ассоциации // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 15. С. 94—105.

1964. Естественная классификация в фитоценологии: Программа и тез. докл. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. Н. И. Кузнецова. Тарту. С. 26—27.

1965. Обзор работ по использованию межвидовых корреляций для классификации растительности // Бот. журн. Т. 50. № 1. С. 143—147.

[Рец.] *K. A. Kershaw.* Quantitative and dynamic ecology // Бот. журн. Т. 50. № 11. С. 1649—1650.

1966. Учение о непрерывности растительного покрова // Тр. МОИП. Т. 27. С. 59—69.

Что считать естественной классификацией // Философ. пробл. совр. биол. Л. С. 177—190.

1967. К методике анализа границ фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 3. С. 85—93.

Континуум в хвойно-мелколиственных лесах Карельского перешейка // Бот. журн. Т. 52. № 1. С. 45—53.

Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. М. С. 158—172. (Совместно с В. С. Ипатовым).

Статистические методы в геоботанике: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. С. 29.

1968. Выступление на дискуссии о зональных типах растительного покрова // Бот. журн. Т. 53. № 5. С. 728—729.

Естественная классификация в фитоценологии // Уч. зап. Тартуского ун-та. Вып. 211. С. 136—147.

К методике количественного анализа динамики растительности // Матер. по динамике растительного покрова. Владимир. С. 13—14.

Место математических методов в решении некоторых проблем геоботаники // Основные проблемы современной геоботаники. Л. С. 75—82.

The continuum concept of vegetation: response // Bot. Review. Vol. 34. N 3. P. 312—314.

1969. Исследование структуры лугового сообщества с помощью межвидовых сопряженностей // Проблемы ботаники. Т. 11. С. 108—118.

Исследование структуры растительности валиков полигональных тундровых болот // Количественные методы анализа растительности. С. 181—183. (Совместно с М. С. Боч).

Некоторые вопросы методики выделения естественных групп объектов // Количественные методы анализа растительности. Тарту. С. 31—34.

Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. Т. 30. № 6. С. 643—651. (Совместно с В. С. Ипатовым).

О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот // Бот. журн. Т. 54. № 8. С. 1228—1241. (Совместно с М. С. Боч и И. В. Игнатенко).

[Рец.] Растительность иойм Башкирии // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 496—499.

Статистические методы в геоботанике // Л.: Наука. 232 с.

Требования, необходимые для получения достоверных данных в работах по биологической продуктивности // Бот. журн. Т. 54. № 1. С. 111—117.

1970. Второе совещание: Применение количественных методов при изучении структуры растительности // Бот. журн. Т. 55. № 1. С. 140—142.

Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне // Экология. № 5. С. 25—34. (Совместно с М. С. Боч и И. В. Игнатенко).

Метод автокорреляций при изучении динамики растительности // Тр. МОИП. Т. 38. С. 17—23.

Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ // Мозаичность растительных сообществ и их динамика. Владимир. С. 166—183.

Парциальные сопряженности между видами в луговом сообществе // ДАН СССР. Т. 190. № 5. С. 1246—1249.

Пространственная однородность растительных сообществ и методы ее оценки // Бот. журн. Т. 55. № 3. С. 376—385.

Сопряженность растительности и почв по материалам исследования на Западном Таймыре // Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск. С. 15—17. (Совместно с М. С. Боч и И. В. Игнатенко).

1971. Андрей Александрович Ниценко // А. А. Ниценко: Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. С. 3—5.

Андрей Александрович Ниценко // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 736—737. (Совместно с М. С. Боч и В. С. Ипатовым).

Изменения разнообразия сообществ в ходе сукцессии лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа. С. 116—123.

К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов // Методы выделения растительных ассоциаций. Л. С. 111—124.

Метод количественной оценки взаимосвязи растительности и почв // Количественные методы анализа растительности 2. Рига. С. 20—25. (Совместно с М. С. Боч и И. В. Игнатенко).

Некоторые вопросы теории классификации фитоцеиотических объектов // Тез. докл. совещания по классификации растительности. Л. С. 21—23.

Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте // Количественные методы анализа растительности. Рига. С. 33—38.

[Рец.] Топология степных геосистем // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 730—732.

Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. С. 7—83.

1972. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. С. 7—83.

Метод оценки корреляции между обилиями видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. Вып. 1. С. 139—144.

Некоторые особенности количественного анализа фитоценозов и экстраполяции фитоценотических данных // Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ. Л. С. 9—11.

Оценка межвидовых сопряженностей по зонам высокой встречаемости видов // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М. С. 16—23.

1973. К методике количественного определения границ фитоценозов // Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. С. 222—224.

Некоторые данные о связи растительности субальпийского луга с факторами среды // Бот. журн. Т. 58. № 2. С. 231—237. (Совместно с А. Х. Лятифовой).

Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова // Бот. журн. Т. 58. № 9. С. 1241—1251.

1974. Взаимосвязь растительности и среды в пределах болотных фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. Уфа. С. 27—29. (Совместно с М. С. Боч).

Количественная оценка связи растительности субальпийского луга с элементами мезорельефа // ДАН АзССР. Т. 30. № 2. С. 65—68. (Совместно с А. Х. Лятифовой).

О связях муравьев рода *Formica* с характером растительного покрова // Экология. № 4. С. 61—68. (Совместно с В. З. Рубинштейн).

Оценки точности определения биомассы и возможности экстраполяции полученных данных // Раст. ресурсы. Т. 10. Вып. 2. С. 195—203.

Формализация понятия границы и методы ее количественного анализа // Количественные методы анализа растительности. Уфа. С. 8—10.

Характеристика позиций вида на градиенте условий среды // Там же. С. 25—26.

1975. Выявление границ в растительном покрове // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 3. С. 94—104.

Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов // Бот. журн. Т. 60. № 2. С. 617—626.

Некоторые черты организации экологических систем // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. С. 136—142.

Опыт изучения связей беспозвоночных с растительным покровом // Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л. С. 16—17. (Совместно с Н. М. Пахоруковым и В. З. Рубинштейн).

Опыт крупномасштабного картирования растительности тундр // Аэрометоды изучения лесных ландшафтов. Красноярск. С. 196—209. (Совместно с М. С. Боч).

Связь распределения пауков с растительным покровом в средней тайге Приуралья // ДАН СССР. Т. 224. № 2. С. 460—463. (Совместно с Н. М. Пахоруковым).

Analysis of variance of dissimilarity coefficients as a tool for study of environment and vegetation relationships // Тез. докл. XII Междунар. ботанического конгресса. Л. С. 172.

1976. Анализ взаимосвязи компонентов биогеоценозов на примере тайги северного Приуралья // Биологические проблемы Севера. Петрозаводск. С. 46—48. (Совместно с М. С. Боч, Т. П. Константиновой, Н. М. Пахоруковым, Т. В. Бибиковой).

Ассоциированность видового состава сообщества как мера его организованности // Структура и динамика растительного покрова. М. С. 3.

Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Вып. 13. С. 5—19. (Совместно с М. С. Боч).

Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ // Бот. журн. Т. 61. № 1. С. 48—52. (Совместно с Н. А. Устюхиной).

[Рец.] *R. H. Whittaker.* Communities and ecosystems // Бот. журн. Т. 61. № 12. С. 1774—1778.

1977. О постановке работ по изучению влияния болот на окружающую растительность // Актуальные вопросы охраны природы. Иваново. С. 94—96.

Фитоценотические объекты как системы // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. С. 5—14.

1978. Ассоциированность видового состава сообщества как мера его организованности // Журн. общ. биол. Т. 39. № 2. С. 160—166.

Опыт статистического анализа связи растительности болот с отложенным ею торфом // Генезис и динамика болот. Вып. 1. М. С. 41—47. (Совместно с М. С. Боч).

Analyse de la variance des coefficients de dessimilarite comme moyen d'etude des relations vegetation-environment // Phytotronic Newletter. N 17. P. 68—73.

1979. [Рец.] Ценопопуляции растений // Бот. журн. Т. 64. № 1. С. 123—128. (Совместно с И. В. Борисовой и Т. А. Поповой).

Валентин Данилович Лопатин // Бот. журн. Т. 64. № 2. С. 271—276.

Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Бот. журн. Т. 64. № 3. С. 341—350.

Сопряженные изменения растительности и почв при заболачивании сосновых лесов // Болота и болотные ягодники. С. 32—37. (Совместно с М. С. Боч и Т. П. Константиновой).

Неудачное использование в фитоценологии представления, заимствованного из экологии животных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 124—126.

1980. [Рец.] Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. Фитоценология // Бот. журн. Т. 65. № 1. С. 141—145.

Болота верховьев рек Печоры и Илыча // Болота европейского Севера СССР. С. 42—75. (Совместно с М. С. Боч).

Болота окрестностей Сегежского озера // Бот. журн. Т. 65. № 1. С. 27—38. (Совместно с М. С. Боч).

Введение. Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л. С. 3—12. (Совместно с М. С. Боч).

Взаимосвязь почв и растительности // Там же. С. 178—210. (Совместно с Т. П. Константиновой).

В. Н. Сукачев — президент ВБО и редактор Ботанического журнала // Бот. журн. Т. 65. № 7. С. 921—925.

Выделение эколого-фитоценотических групп видов на основе межвидовых сопряженностей методом послойного анализа // Там же. С. 93—100.

Ординация видов растений по градиенту влажности // Там же. С. 87—92. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

Растительные ассоциации Якшинского профиля // Там же. С. 37—61. (Совместно с М. С. Боч и Т. В. Бибиковой).

Связь некоторых групп животного населения с растительными группировками // Там же. С. 211—223. (Совместно с Н. М. Пахоруковым, В. З. Рубинштейн, Н. Р. Рубинштейн).

Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса // Экология. № 3. С. 22—30. (Совместно с М. С. Боч).

Эвристико-статистический метод классификации растительности // Там же. С. 18—31.

1981. Опыт флористической классификации суходольных лугов Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. Т. 66. № 10. С. 1399—1406. (Совместно с И. В. Сырокомской).

[Рец.] Растительность речных пойм МНР // Бот. журн. Т. 66. № 12. С. 1792—1799. (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой, Е. П. Матвеевой).

1982. Экологическая ниша у растений // Биология, экология и взаимоотношения популяций растений. М. С. 3—6.

1983. Выбор метода классификации растительности // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л. С. 131—132.

О проекте многотомного издания «Растительность СССР» // Бот. журн. Т. 68. № 3. С. 281—286.

О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1604—1613.

Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 247 с.

Растительность Нижне-Свирского заповедника // Изв. ВГО. Т. 115. Вып. 4. С. 322—328. (Совместно с М. С. Боч).

1984. История и современное состояние количественной геоботаники // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 2. С. 3—11.

Книга, полезная для зоологов и ботаников // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 1. С. 122—123.

VII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 121—128. (Совместно с Н. С. Голубковой).

1985. Классификация сероольшатников северо-заиада европейской части РСФСР // Бот. журн. Т. 70. № 6. С. 731—741.

О методах классификации растительности // Бот. журн. Т. 70. № 12. С. 1596—1604.

[Рец.] Perspectives on plant population ecology // Новые книги за рубежом. В. № 6. С. 42—44.

1986. [Рец.] Количественная и динамическая экология // Новые книги за рубежом. В. № 5. С. 35—38.

[Рец.] Принципы и измерения в биологии внешней среды // Новые книги за рубежом. В. № 3. С. 37—39.

[Рец.] Tropical rain forest: ecology and management // Бот. журн. Т. 71. № 2. С. 264—266.

1987. Количественная оценка взаимоотношений между растениями в сообществах степей и пустынь // Экология. № 2. С. 35—40. (Совместно с Д. К. Искандеровой).

Типы стратегий растений и фитоценотипы // Журн. общ. биол. Т. 48. № 3. С. 368—375.

Экология дубовых лесов в Венгрии (рецензия) // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 991—993.

White alder forests in the North-Western part of the USSR and their dynamics // Wissenschaftlichen Beitrage M-Lüther Universität. Vol. 31. P. 127—130.

1988. Боровые пустоши Северо-Запада РСФСР // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск. С. 121—130.

Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // VI Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева. М. С. 59—82.

[Рец.] Популяционная экология растений // Новые книги за рубежом. В. № 8. С. 32—35.

Рудеральные сообщества как особый тип растительности // Бот. журн. Т. 73. № 12. С. 1699—1707. (Совместно с В. П. Мотекайтите).

Типы структуры растительных ассоциаций // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата. С. 187—188.

[Рец.] Ökosystemforschung // Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1500—1502.

1989. Бореальные, низинные и пойменные леса и кустарники // VII Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Минск. С. 18—19.

Современные представления о растительном сообществе // Бот. журн. Т. 74. № 8. С. 1100—1107.

Heuristic-statistical method for classification of forest vegetation // Studies in plant ecology. N 18. P . 255—256.

1991. Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 33—40.

1992. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. С. 153—162.

Любарский Евгений Леонидович (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 77. № 5. С. 73. (Совместно с А. И. Голубевым, В. И. Полуяновой, И. А. Черновым).

Заказник «Глебовское болото» // СПб. Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. С. 153—162. Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. С. 214—223. (Совместно с М. С. Боч).

Заказник «Линдуловская роща» // Там же. С. 57—60.

Заказник «Мшинское болото» // Там же. С. 159—173. (Совместно с М. С. Боч).

Заказник «Сяберский» // Там же. С. 177—184. (Совместно с М. С. Боч).

Заказник «Термоловский» // Там же. С. 73—80. (Совместно с М. С. Боч).

Заказник «Чистый мох» // Там же. С. 223—233. (Совместно с М. С. Боч).

Заказник «Юнтоловский» // Там же. С. 60—64. (Совместно с М. С. Боч).

Памятник природы «Глядино» // Там же. С. 149—154.

Памятник природы «Гора Крутиха (Красная) у оз. Белое» // Там же. С. 207—209.

Памятник природы «Мичуринская гряда» // Там же. С. 97—106.

Памятник природы «Петровщинская лиственичная роща» // Там же. С. 241—244.

Памятник природы «Урочище Донцо» // Там же. С. 137—144. (Совместно с М. С. Боч и С. Г. Самбуком).

Памятник природы «Щелейки» // Там же. С. 239—241.

Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. С. 34—41.

Растительность Нижне-Свирского заповедника // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. СПб. С. 14—20. (Совместно с М. С. Боч).

Растительность низовий р. Вятки // Проблемы изучения, использования и охраны природы Кировской области. Киров. С. 40—41.

1993. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. Т. 78. №10. С. 1—15.

Экспериментальное изучение взаимоотношений клевера лугового со злаками // Бот. журн. Т. 78. № 9. С. 34—43. (Совместно с В. П. Кирилловой).

1994. Вопросы геоботаники на XV Международном ботаническом конгрессе // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 143—144.

Classification of birch forests in north-western Russia: a semi-quantitative floristic approach // Large area vegetation surveys. Summary book. Bailleul. France. P. 58.

1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Оценка разнообразия растительности на основе классификации // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М. С. 52—54.

Экологическая ниша, стратегии жизни и конкурентоспособность растений // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти. С. 72—79.

1996. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Типы стратегии растений и конкурентоспособность // Популяции и сообщества растений. Кострома. С. 12—13.

1997. Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Количественный анализ фитогенного поля ценопопуляций некоторых древесных видов // Тр. Никитского ботанического сада. Т. 117. С. 81—91. (Совместно с С. Ф. Котовым).

1998. [Рец.] *В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова.* Фитоценология // Бот. журн. Т. 83. № 11. С. 127—130.

К 70-летию Вагида Джалал оглы Гаджиева // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 131—132.

Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 28—42.

1999. Классификация и ординация растительности // Геоботаника XXI века. Воронеж. С. 11—13.

Особенности растительного покрова Карельского перешейка // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 12—13.

Памяти Марины Сергеевны Боч (1931—1998) // Бот. журн. Т. 84. № 4. С. 145—157. (Совместно с Е. О. Кузьминой, В. А. Смагиным, Т. К. Юрковской).

Life-history strategies concept: reevaluation. XVI International Botanical Congress: Abstracts. P. 470.

2000. Видовое разнообразие растительных сообществ // Теоретические основы биоразнообразия. СПб. С. 21—22.

[Рец.] *К. Ф. Хмелев, Т. И. Кунаева.* Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона // Бот. журн. Т. 85. № 8. С. 143—144.

Мелколиственные леса Северо-Запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Проблема геоботанического районирования Карельского перешейка // Современные проблемы ботанической географии, картографирования, геоботаники и экологии. СПб. С. 87—88.

Популяция // Эмбриология цветковых растений. СПб. Т. 3. С. 412—415.

Фитоценоз. Там же. С. 406—408.

Экологическая ниша // Там же. С. 409—412.

2001. Виктор Семенович Ипатов (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 86. № 6. С. 173—180. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Проблема измерения биоразнообразия растительного покрова // Актуальные проблемы геоботаники. Петрозаводск. С. 11—17.

Синтаксономический континуум: существует ли предел деления? // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений. М. С. 36—37.

Черноольховые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. Т. 86. № 3. С. 15—25. (Совместно с К. В. Щукиной).

Широколиственные леса бассейна реки Вятки // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 10—21.

Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. I. Типы дубовых лесов // Бот. журн. Т. 86. № 7. С. 88—101. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

2002. Сопряженности доминирующих видов травяного и мохового ярусов на сфагновых болотах // Бот. журн. Т. 87. № 8. С. 100—106. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. Т. 87. № 2. С. 49—62. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

2003. Еловые леса Кировской области // Бот. журн. Т. 88. № 7. С. 1—11.

Ельник костянично-вейниковый (Calamagrostio arundinaceae-Piceetum) в Европейской России // Бот. журн. Т. 88. № 9. С. 55—65. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

Растительность южной части Себежского района (Псковская область) // Природа Псковского края. № 15. С. 3—9.

Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности // Гидроботаника: методология, методы. Рыбинск. С. 118—125.

Mesophytische und hygromesophytische Nadel- und Laub-Nadelwälder // Karte der natürlichen Vegetation Europas. Erläuterungstext. Bonn . S. 178—224. (Совместно с U. Bohn).

2004. Елово-широколиственные леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 8. С. 1248—1262.

Ельники кисличные Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 10. С. 37—51. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

Ельники черничные Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 11. С. 1728—1739.

Сфагновые ельники Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 5. С. 734—748. (Совместно с Т. В. Бибиковой).

Травяные ельники Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 1. С. 13—27.

Школа по гидроботанике в Институте биологии внутренних вод в пос. Борок Ярославской области (8—12 апреля 2003 г.) // Бот. журн. Т. 89. № 2. С. 154—155. (Совместно с И. М. Распоповым).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

**© Р. Н. Белякова,[1] В. И. Василевич,[1] Я. М. Галл,[2]
В. Ю. Нешатаева,[1] М. В. Шустов,[3] Л. Н. Ющенкова[1]**

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ГРИГОРЬЕВИЧА БОГОЛЮБОВА (1954—2005)

R. N. BELJAKOVA, V. I. VASILEVICH, Ya. M. GALL,
V. Yu. NESHATAEVA, M. V. SHUSTOV, L. N. YUSCHENKOVA.
IN MEMORIAM: ALEXANDER GRIGORIEVICH BOGOLJUBOV (1954—2005)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: raisa_beljakova@mail.ru
[2] Институт истории естествознания и техники РАН
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 5
Факс (812)328-46-67
[3] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
Факс (8482)48-95-04
E-mail: mishashustov@yandex.ru

Поступила 12.04.2005

18 января 2005 г. на 51-м году жизни скоропостижно скончался ведущий научный сотрудник Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН доктор физико-математических наук Александр Григорьевич Боголюбов.

А. Г. родился 19 июля 1954 г. в Ленинграде в семье инженеров. После окончания средней школы в 1971 г. А. Г. поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова (ЛГУ). Его первая исследовательская работа по анатомии растений была выполнена в БИН под руководством М. Ф. Даниловой в 1971—1972 гг. Позже он изучал генетику на кафедре генетики и селекции ЛГУ под руководством М. М. Тихомировой. В 1970-е годы в среде ленинградских биологов сложилось убеждение в том, что будущее биологии будет связано с математикой и ее применением. В этой связи А. Г. Боголюбов становится студентом математико-механического факультета ЛГУ, где специализируется по теории вероятности и математической статистике. Большой вклад А. Г. совместно с доцентом Л. Н. Серавиным внес в организацию и проведение Семинара по теоретической и математической биологии, работавшего в середине 1970-х годов на биолого-почвенном факультете ЛГУ. В 1979 г. в «Журнале общей биологии» была опубликована первая статья А. Г. по аксиоматике и сравнительному анализу основных индексов разнообразия (в соавторстве с Ю. А. Песенко).

Окончив университет, А. Г. с 1980 г. работал в Ленинградском политехническом институте им. М. И. Калинина (ЛПИ) инженером, а с 1981 по 1986 г. — младшим научным сотрудником кафедры возобновляющихся источников энергии и гидроэнергетики гидротехнического факультета ЛПИ. А. Г. участвовал в важнейших научно-исследовательских проектах, являлся ответственным исполнителем разделов, посвященных изучению процессов эвтрофирования водоемов и математическому моделированию водных экосистем, куратором проблемы «Математическое моделирование эколого-экономических систем», комплексной научно-технической программы «Человек и окружающая среда» Минвуза РСФСР. Совместно с профессором Н. И. Хрисановым и другими сотрудниками он разрабатывал методы оценки уровня эвтрофирования водоемов и рекомендации по их охране и оздоровлению. За разработку рекомендаций по защите водной системы «Ладожское озеро—река Нева—Невская губа» А. Г. в составе коллектива кафедры в 1988 г. был награжден премией 1-й степени Госкомитета народного образования СССР «За лучшую научную работу». За годы работы в ЛПИ А. Г. подготовил к печати и опубликовал более 20 научных работ, в том числе 3 книги. А. Г. был избран членом Ленинградского областного Совета молодых ученых и специалистов (1981—1984 гг.).

Однако его главным делом оставалась биология. Работая в ЛПИ, с 1983 по 1986 г. А. Г. являлся соискателем Института биофизики СО (ИФСО) АН СССР (Красноярск), где проводил совместные исследования с профессором Н. С. Абросовым. В 1986 г. А. Г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Теоретический анализ динамики эколого-генетических структур популяций и конкурентных сообществ», ему была присуждена ученая степень кандидата физико-математических наук по специальности «Биофизика». Для завершения значительного объема работ и написания монографии «Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов» (совместно с Н. С. Абросовым) А. Г. в 1986 г. перешел на работу в ИФСО. На конкурсе фундаментальных научных исследований Института за цикл работ «Экологические и генетические закономерности коэволюции видов при конкуренции» Н. С. Абросов и А. Г. Боголюбов были удостоены второй премии.

С апреля 1987 г. А. Г. — научный сотрудник Лаборатории растительности лесной зоны Отдела геоботаники БИН, где проработал 18 лет. В 1987—1988 гг. он работал по теме «Дифференциация экологических ниш и взаимоотношения видов суходольных лугов», в 1989—1992 гг. — по теме «Механизмы поддержания видового разнообразия растительных сообществ». На научно-опытной станции БИН «Отрадное» А. Г. поставил ряд экспериментов по изучению внутривидовой конкуренции луговых растений. Выращивая растения при разной плотности (разном числе особей в сосуде), он показал, что увеличение плотности посева и соответственно напряженности конкуренции приводит не только к снижению среднего веса растений, но и к изменению формообразовательных процессов.

Круг научных интересов А. Г. был необычайно широк и охватывал проблемы видового разнообразия растительных сообществ, механизмы конкуренции и методические вопросы статистической обработки геоботанических материалов. Еще одним направлением научных исследований А. Г. были работы по математическому моделированию генетических процессов в популяциях, в частности работы по генетике популяций растений в нарушенных местообитаниях. В 1996 г. А. Г. успешно защитил докторскую диссертацию на тему «Математические модели эколого-генетических процессов конкуренции видов».

С 1997 г. А. Г. проводил исследования в Центрально-лесном государственном биосферном заповеднике (ЦЛГБЗ). В заповеднике в 1950—1970-е годы в течение более 20 лет велись экспериментальные работы под руководством заведующего Лабораторией экспериментальной фитоценологии БИН профессора В. Г. Карпова. В разных типах еловых лесов были поставлены опыты с изоляцией площадок от корневых систем деревьев, с удобрением, осветлением верхнего яруса и т. д. А. Г. начал свои исследования с выявления последействия этих экспериментов. Оказалось, что и через 20—25 лет после проведения экспериментов на площадках сохраняются довольно заметные отличия от фона. На основании многолетних данных, полученных на постоянных пробных площадях, А. Г. разработал весьма перспективную математическую модель роста древостоя, позволяющую прогнозировать его динамику на 50—100 лет вперед.

Межвидовая и внутривидовая конкуренции всегда были в центре внимания А. Г. В последние годы он поставил и провел оригинальную работу по исследованию воздействия конкуренции между деревьями липы и ели на нижние ярусы леса.

Значителен теоретический вклад А. Г. в современную экологию и экологическую генетику. Начиная с классических работ В. Вольтерра и Г. Гаузе, все математические и экспериментальные модели экологических взаимодействий типа «хищник—жертва», «паразит—хозяин», а также конкурентных отношений строились на учете чисто экологических и демографических факторов (скорости рождаемости и смертности популяций, возрастной структуры популяций, плотности и др.). С начала 1960-х годов многие крупные биоматематики стали обращаться к проблеме включения генетической изменчивости в качестве компонента экологических взаимодействий. А. Г. оказался одним из первых, кто показал, что генетическая изменчивость может модифицировать конкурентные отношения, и тем самым конкурентная способность «слабого» вида может возрастать за счет возникновения мутаций и рекомбинаций. Суть его докторской диссертации состоит в том, что он ввел генетический параметр в закон Гаузе. В итоге этот закон, или принцип конкурентного исключения, повысил свой теоретический статус, так как помимо известных экологических показателей включил в себя и генетический параметр. Модель Абросова—Боголюбова хорошо предсказывала поведение экспериментальных систем, построенных на видах Drosophila и Tribolium. В дальнейшем эта модель была успешно использована при обработке экспериментальных данных, полученных при изучении экосистем коренных лесов южной тайги в ЦЛГБЗ. К сожалению, А. Г. не успел закончить важную работу по построению новой теоретической модели при изучении взаимоотношений между *Sphagnum* и зелеными мхами, которая им была начата в этом же заповеднике. Целый ряд его работ посвящен проблемам конкурентных механизмов устойчивости биологических сообществ, дискуссионным вопросам теории эволюции. Им предложены оригинальные математические модели динамики генетической структуры популяций, выдвинута гипотеза о существовании механизмов коэволюции, поддерживающих разнообразие биологических сообществ. Теория зависимости генетической структуры популяций от динамики ресурсов позволила А. Г. проанализировать проблему необратимости эволюции видов после экологических катастроф. Проведенные А. Г. расчеты, основанные на этой теории, показали возможность наступления необратимых эволюционных последствий для аборигенных видов при инвазиях видов-конкурентов.

А. Г. неоднократно участвовал во всероссийских и международных конференциях и научных семинарах, выступал с докладами по теоретическим проблемам экологии и эволюции. Его выступления всегда отличались глубиной и яркой оригинальностью.

Общий научный стаж А. Г. Боголюбова — 25 лет. За это время им было опубликовано более 50 работ, в том числе 4 монографии. Область его научных интересов необычайно велика: эволюционная теория, экспериментальная фитоценология, системная экология, популяционная биология, математическая генетика, биометрия, математическое моделирование, экологические проблемы энергетики и прикладные вопросы экологии водных экосистем. Как исследователя, его отличали выдающийся ум, великолепная интуиция, целеустремленность, прекрасное владение математическим инструментом, преданность науке. Многие его работы выполнены в русле традиций современной экологической генетики.

А. Г. всегда нравилась преподавательская работа. В течение ряда лет он читал лекции по применению вычислительной техники и математическим методам в географии и биологии на кафедре ботанической географии (1992—1993 гг.) и кафедре геоботаники и экологии растений (2000—2004 гг.) С.-Петербургского государственного университета (СПбГУ), консультировал студентов-магистров и аспирантов СПбГУ, вел курс математического моделирования в экологии в С.-Петербургском государственном университете путей сообщения (1995—1996 гг.). А. Г. являлся также профессором кафедры высшей математики в С.-Петербургском институте точной механики и оптики (1996—1999 гг.).

Много времени А. Г. уделял не только студентам, но и старшим школьникам, будучи уверенным в необходимости раннего приобщения будущих исследователей к самостоятельной научной работе. В 1990-е годы он рецензировал работы школьников на биологических олимпиадах С.-Петербургского Дворца творчества юных, руководил научно-исследовательскими работами и консультировал победителей биологических олимпиад в лагере «Зеркальный», вел занятия по математическому моделированию в Академической гимназии, входил в жюри российских и международных конференций молодых ученых (школьников). В 2003—2004 гг. А. Г. вел семинар по математическому моделированию и руководил научной работой школьников в Лаборатории непрерывного математического образования, работающей на базе различных школ Санкт-Петербурга. Работы его учеников неоднократно были представлены на федеральный российский конкурс «Юниор» (Москва) и на Международный конкурс молодых ученых в Голландии (2004 г.), где неизменно занимали первые места.

Особую роль в жизни А. Г. играл г. Ульяновск. Здесь его знали и уважали ученики профессора А. А. Любищева за организацию первых в стране Любищевских чтений, состоявшихся в феврале 1973 г. на заседании семинара по теоретической и математической биологии ЛГУ под эгидой Всесоюзного ботанического общества.

В 1999 г. А. Г. единогласно был избран действительным членом Российской академии естественных наук (РАЕН) по секции «Ноосферные знания и технологии» от Ульяновского научного центра РАЕН. В 2001 г. А. Г. был приглашен на должность профессора кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического университета, где читал курс «Основы моделирования в экологии и эволюции» (2001—2004 гг.). А. Г. удалось создать современный лекционный курс, включавший последние научные достижения и в то же время доступный студентам-биологам, не имевшим специальной математической подготовки. В течение последних 2 лет он работал над учебным пособием, планируя издать курс лекций отдельной книгой. К сожалению, рукопись не была завершена.

В 2004 г. А. Г. был награжден Международной премией Мира объединенной культурной конвенции США за многогранную научную и педагогическую деятельность.

Светлая память об Александре Григорьевиче Боголюбове — талантливом ученом, патриоте и гражданине навсегда сохранится в сердцах друзей, коллег, сотрудников — всех, кто знал этого замечательного, незаурядного человека.

Список основных публикаций А. Г. Боголюбова

1979. Оценка выравненности видов по обилию и сравнительный анализ основных индексов разнообразия // Журн. общ. биол. Т. 40. № 1. С. 104—117. (Совместно с Ю. А. Песенко).

1980. Об интерпретации учетов ловушками, рассчитанными на одно животное // Количественные методы в экологии животных. Л.: Наука. С. 24—28. (Совместно с Ю. А. Песенко).

1983. К методике расчета допустимого поступления биогенных элементов в экосистемы водоемов // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: ЛПИ. С. 9—13. (Совместно с Н. И. Хрисановым).

Теоретическое иселедование эколого-генетической структуры популяций при внутривидовой конкуренции. Красноярск. 31 с. (Предпринт: Ин-т физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР; № 27Б). (Совместно с Н. С. Абросовым).

1984. Методика моделирования выноса биогенов с водосборов рек с учетом развития их хозяйственного использования // Комплексные проблемы охраны окружающей среды регионов. Л.: ЗИН АН СССР. С. 153—155. (Совместно с Г. А. Душенковой, В. Д. Ногиным и др.).

1985. Динамика эколого-генетической структуры популяции при внутривидовой конкуренции за субстрат в условиях хемостата // Математическая биофизика. Красноярск: КГУ. С. 121—134. (Совместно с Н. С. Абросовым).

Коэволюция экологических и генетических состояний популяций при конкуренции // Математическое моделирование в биогеоценологии. Петрозаводск. С. 206—207. (Совместно с Н. С. Абросовым).

Теоретический анализ динамики эколого-генетической структуры популяций и сообществ: Сообщение 1. Построение уравнений динамики эколого-генетической структуры популяций // Генетика. Т. 21. № 6. С. 964—971. (Совместно с Н. С. Абросовым).

Теоретический анализ динамики эколого-генетической структуры популяций и сообществ: Сообщение 2. Исследование модели при логистическом росте популяции // Генетика. Т. 21. № 6. С. 972—977. (Совместно с Н. С. Абросовым).

Управление генетическим составом и биомассой популяции простейших в условиях непрерывного культивирования (математическая модель) // Культивирование клеток животных и человека. Пущино. С. 13—14. (Совместно с Н. С. Абросовым).

Эколого-генетические аспекты трофической конкуренции популяций // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат. Т. 8. С. 158—173. (Совместно с Н. С. Абросовым).

1986. Коэволюция видов при трофической конкуренции // Докл. АН СССР. Т. 286. № 2. С. 443—447. (Совместно с Н. С. Абросовым и И. А. Терским).

Теоретический анализ динамики эколого-генетических структур популяций и конкурентных сообществ: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. Красноярск. 18 с.

1987. Применение математического моделирования к изучению эколого-генетических структур фитопланктонных популяций водоемов // Методологические и системные проблемы охраны окружающей среды: Матер. докл. симпоз. Л. Ч. 2. С. 542—549. (Совместно с Н. С. Абросовым).

1988. О смещении признаков при конкуренции видов на заменимые ресурсы питания // Экология популяций. М.: АН СССР, Науч. совет по проблемам биогеоценологии и охране природы. Ч. 2. С. 196—198.

Расчет выноса биогенных элементов в водные объекты от рассредоточенных источников и водоохранные мероприятия. М.: ВИНИТИ. 101 с. (Совместно с Н. Н. Хрисановым и др.).

Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, Сиб. отд. 332 с. (Совместно с Н. С. Абросовым).

1989. Принцип конкурентного исключения и механизмы поддержания видового разнообразия сообществ // Науч. докл. высш. шк. Биологические науки. № 11 (311). С. 5—18.

1991. Критика математических основ синтетической теории эволюции // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Матер. Всесоюз. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А. А. Любищева. Тольятти: ИЭВБ АН СССР. С. 99—103.

1992. О возможности существования коэволюционного механизма поддержания видового разнообразия сообществ // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН. С. 171—180.

1993. Как поступать с однократными наблюдениями или двухфакторный дисперсионный анализ с одним наблюдением в ячейке // Бот. журн. Т. 78. № 9. С. 84—93.

Теоретические предсказания исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. Плотностная инвариантность // Бот. журн. Т. 78. № 1. С. 1—14.

1994. Математическая модель стабилизирующего отбора // Генетика. Т. 30. № 12.

1996. Математические модели эколого-генетических процессов конкуренции видов: Автореф. дис. ... д-ра физ.-мат. наук. СПб. 34 с.

1997. Как измерить «купол» пассионарности // Санкт-Петербургский университет. № 18 (3458). С. 10—11.

1999. Динамика химического состава почв в ельнике сфагново-черничном // Тр. Ульяновского науч. центра «Ноосферные знания и технологии». Ульяновск: РАЕН. Т. 2. Вып. 2. С. 32—33. (Совместно с Г. П. Меньшиковой и М. А. Ярмишко).

Оценка динамики восстановления флористического состава ельника сфагново-черничного // Тр. Ульяновского науч. центра «Ноосферные знания и технологии». Ульяновск: РАЕН. Т. 2. Вып. 2. С. 33—37. (Совместно с Л. Н. Ющенковой и Е. О. Кузьминой).

Теоретические предсказания исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. II. Побегообразование, развитие, модель // Бот. журн. Т. 84. № 7. С. 14—32.

2001. Математическое моделирование динамики количества побегов крон древесных растений // Математические методы в экологии. Петрозаводск. С. 123—124. (Совместно с И. С. Антоновой).

Теоретические примеры необратимости микроэволюции конкурентов // Математические методы в экологии. Петрозаводск. С. 119—122.

2002. Столетие биометрии в России // Изв. Самарского научного центра РАН. Т. 4. № 2(8). С. 189—198.

2003. К столетию начала биометрических работ в России // Бот. журн. Т. 88. № 7. С. 133—140.

О влиянии межвидовых взаимодействий в древостое на динамику нижних ярусов сообщества в ельнике липняковом // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Матер. Междунар. науч. конф. (Жигулевск—Бахилова поляна, 4—8 сентября 2002). Бахилова поляна. Т. 1. С. 134—137.

Парадокс полового размножения в популяциях одноклеточных зеленых водорослей // Ботанические исследования в азиатской России. Матер. XI съезда Русск. ботан. об-ва 18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул. Барнаул: АзБука. Т. 1. С. 82—84.

Половой процесс как фактор стабилизации популяций одноклеточных водорослей // Изв. Самарского научного центра РАН. Спец. выпуск: «Актуальные проблемы экологии». Вып. 2. С. 220—224.

2004. Динамика биомассы и морфометрических характеристик *Picea abies* (L.) Karst. в ельнике сфагново-черничном // Бот. журн. Т. 89. № 6. С. 56—77.

2005. Динамика видов нижних ярусов елового сообщества из группы Piceetum compositae // Бот. журн. Т. 90. № 10. С. 1548—1565. (Совместно с Л. Н. Ющенковой, Ек. Ю. Кузьминой и М. А. Ярмишко).

Благодарности

Авторы искренне благодарны матери Александра Григорьевича Л. Ж. Цыгановой и его сыновьям А. А и Д. А. Боголюбовым за помощь в подготовке этой статьи.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 01.914 : 002.01 : 58

© **А. Я. Григорьевская, Н. Ю. Хлызова**

И. А. ГУБАНОВ, И. М. КАЛИНИЧЕНКО, А. В. ЩЕРБАКОВ. ФЛОРА СРЕДНЕЙ РОССИИ: АННОТИРОВАННАЯ БИБЛИОГРАФИЯ. ПЕРВОЕ ДОПОЛНЕНИЕ. М., 2002. 60 С.

A. Ya. GRIGORJEVSKAYA, N. Yu. KHLYSOVA.
I. A. GUBANOV, I. M. KALINICHENKO, A. V. SCHERBAKOV.
FLORA OF THE MIDDLE RUSSIA: ANNOTATED BIBLIOGRAPHY.
THE FIRST ADDITION. MOSCOW, 2002, 60 P.

Воронежский государственный университет
E-mail: prohorova@vmail.ru
Поступила 11.03.2005

Большим событием в ботанической литературе было появление аннотированной библиографии «Флора Средней России» (1998). Рецензируемая работа является продолжением этой сводки. В первое дополнение включены публикации за период 1998—2002 гг., а также работы, по тем или иным причинам не вошедшие в основную сводку. Авторами этого издания учтено 1058 литературных источников. В рецензируемой работе сохранены все основные положения, использованные в основной сводке, касающиеся территории, понимаемой как Средняя Россия, принципов отбора источников, их аннотирования, библиографического описания и т. п. Территориально работа охватывает 22 области и 4 республики, а также Россию в целом и Европейскую Россию.

Очень важно, что сохранен основной принцип работы с литературой — «de visu» (видели!), т. е. просмотр, описание работ и их аннотирование с учетом библиографических сведений ведется непосредственно с конкретных публикаций. Показательно, что из 1058 приведениых источников авторы «не держали в руках» только один (№ 294). Это позволяет с полным доверием относиться к информации, содержащейся в этой работе.

Библиографические описания литературных источников, вошедших в «Первое дополнение», выполнено в строгом соответствии с требованиями государственных стандартов. Это тоже немаловажно, так как дает возможность непосредственно использовать форму описания публикации при цитировании, ссылках на нее и т. п.

Составление авторами библиографических сводок по флоре Средней России и их издание имеют и еще одно важное значение. Несмотря на принятый «Закон об обязательном экземпляре», издающие организации не всегда соблюдают его, и соответственно национальные, ведущие научные библиотеки далеко не в полном объеме получают вновь выходящие издания. Особенно это касается региональных публикаций.

Библиографическая сводка позволяет специалистам, работающим по флоре Средней России, быть осведомленным о вышедших в свет изданиях, быть в курсе того, какая работа проводится в сопредельных регионах. Значительно расширяется объем информации за счет включения материалов в целом по России и Европейской России, что дает возможность флористам иметь представление о флористических исследованиях, имеющих важное значение для всей территории России.

Московские ботаники, работающие над библиографией по флоре Средней России, проделали и еще одну важную и полезную, на наш взгляд, работу. На основе двух опубликованных библиографических сводок (Флора Средней России, 1998, 2002) создана библиографическая база данных (БД) BioDat по флоре Средней России. Она содержит около 5000 аннотированных источников информации и охватывает ту же территорию, что и сводка. С 2003 г. БД размещена в Интернете и доступна по адресу: http://www.biodat.ru/db/intro/biblio.htm. Эта БД дает возможность пользователям искать информацию по нескольким ключевым словам. Она построена таким образом, что позволяет периодически пополнять ее новыми сведениями, с которыми авторы продолжают работать.

Мы считаем, что составители библиографии по флоре Средней России по существу объединяют всех флористов этого региона, способствуют установлению и поддержанию контактов между нами. Об этом же свидетельствует и весьма большой список благодарностей, которые авторы сводки выразили своим коллегам в «Предисловии» к «Первому дополнению».

Все вышеизложенное подчеркивает важность и необходимость проводимой работы и вселяет уверенность, что она и в дальнейшем будет успешно продолжаться. Мы надеемся, что в ближайшее время появится новое дополнение, поскольку в издании этой работы заинтересованы многие специалисты. Хотелось бы обратиться к ботаникам Средней России с просьбой установления активных контактов с авторами рецензируемого издания. Это позволит хотя бы немного облегчить тот титанический труд, лежащий на плечах авторского коллектива, который, к сожалению, понес еще одну невосполнимую утрату в лице И. А. Губанова.

Нельзя не отметить и то, что рецензируемая работа, не успев выйти, уже стала библиографической редкостью из-за малого тиража. Хотелось бы пожелать авторам найти понимание и финансовую поддержку в соответствующих структурах для выпуска дополнительного тиража первого дополнения и издания последующих.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3 (571.6)

© Ю. И. Манько, В. П. Верхолат

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2004 ГОДУ

Yu. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2004

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 г. Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 22.03.2005

На конец декабря 2004 г. в Приморском отделении РБО на учете состояло 142 человека. В прошедшем году приняты в общество два сотрудника Ботанического сада Амурского НЦ ДВО РАН (г. Благовещенск): **Анна Валерьевна Шатохина** и **Ирина Анатольевна Крещенок.** В последний путь Приморское отделение РБО проводило **Андрея Фроловича Журавкова,** длительное время возглавлявшего Ботанический сад ДВО РАН, члена РБО с 1975 г., и **Юрия Германовича Ермолаева,** сотрудника Тихоокеанского института рыбного хозяйства.

В течение года проведено 7 заседаний, на которых заслушано 13 докладов, из них 7 научных, 6 информационных.

Февральское заседание было посвящено двум юбилейным датам: 100-летию со дня рождения основателя лесной фитопатологии на Дальнем Востоке — Леонида Вадимовича Любарского (доклад **Ю. И. Манько**) и 100-летию со дня рождения Александра Иннокентьевича Толмачева — выдающегося ботаника-географа (доклад **А. Е. Кожевникова**).

Информационные доклады

На январском заседании **Ю. И. Манько** (БИИ ДВО РАН, г. Владивосток) представил подробную информацию о научно-практической конференции «Роль биоразнообразия в экономике и экологии горных территорий», которая была намечена на 16—20 августа 2004 г. на Алтае. Организаторы: Центр науки и технологий при правительстве Республики Алтай, Алтайский филиал-стационар ЦСБС СО РАН, Горно-Алтайский ботанический сад.

На февральском заседании **Н. И. Блохина** (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) рассказала об итогах научной командировки в Москву и Санкт-Петербург. Она довольно подробно осветила работу 4-го Международного симпозиума «Строение, свойства и качество древесины», проходившего в г. Санкт-Петербурге с 13 по 16 октября 2004 г. на базе Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. В работе симпозиума приняли участие два сотрудника БПИ. На секции «Анатомия, физиология и дендрохронология» они представили доклады: «О некоторых особенностях анатомического строения древесины современных и ископаемых таксодиевых» (**Н. И. Блохина**) и стендовый доклад «Сравнительная характеристика онтогенетической изменчивости признаков древесины южной и северной сторон ствола у *Ulmus japonica* (*Ulmaceae*)» (**О. В. Бондаренко**).

В Москве **Н. И. Блохина** приняла участие в работе конференции «Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы», на которой она сделала доклад «О палеогеновых древесинах Камчатки». Конференция проходила на базе биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова и была посвящена 200-летию кафедры высших растений. **Н. И. Блохина** ознакомила присутствующих со структурой кафедры, рассказала о профессорско-преподавательском составе, преподаваемых дисциплинах и основных направлениях научных исследований, проводимых кафедрой.

Большой интерес вызвал рассказ **Н. И. Блохиной** о Региональном координационном совете по современным проблемам древесиноведения, функционирующим под эгидой Международной академии наук по древесине при Московском государственном университете леса.

На мартовском заседании **Б. С. Петропавловский** (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) представил интересный фотомонтаж из снимков садов и парков, сделанных во время его поездки в г. Вашингтон.

На октябрьском заседании было заслушано 3 информационных доклада. **Ю. И. Манько, Л. А. Сибирина, Н. К. Кожевникова** (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) довольно подробно осветили работу Всероссийской конференции «Структурно-функциональная организация и динамика лесов», состоявшейся в Институте леса СО РАН с 1 по 3 сентября 2004 г. **П. В. Крестов** (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) рассказал о симпозиуме «*Fagus* vs. *Quercus*», состоявшемся в г. Куширо (Хоккайдо, Япония) с 25 августа по 2 сентября 2004 г. **Л. Н. Егорова, А. В. Богачева** осветили работу Международной научной конференции «Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах» (г. Минск, 20—24 сентября).

На майском заседании **Ю. И. Манько** сделал подробное сообщение о Международной конференции «Biodiversity Conservation of Forest Ecosystem in North-East Asia», прошедшей 26 апреля 2004 г. в г. Харбине (Китай) в Северо-Восточном лесном университете. Работали 3 секции: «Сохранение биоразнообразия лесных экосистем» (5 докладов), «Сохранение флоры» (3 доклада), «Сохранение фауны» (6 докладов). В конференции участвовали представители Китая — 5 человек, Республики Корея — 13 и России — 2. Особое внимание было обращено на демилитаризованную зону 4 км шириной и 248 км длиной, в которой отмечено 1194 видов растений, 210 видов птиц, 52 вида животных. По мнению докладчика, одной из основных задач конференции было открыть диалог между научными представителями Южной и Северной Кореи с целью консолидации научных сил на изучение биоты п-ова Корея. К сожалению, представители Северной Кореи не участвовали в конференции. После конференции состоялись экскурсии по территории, расположенной севернее г. Харбина.

Научные доклады

На январском заседании сотрудники Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) **П. В. Крестов** и **В. В. Якубов** сделали доклад на тему «Растительный покров Командорских островов и его положение в фитогеографической зональности северной Пацифики». Растительность Командорских островов отнесена к 10 типам сообществ ранга ассоциаций, 3 — ранга субассоциаций, 5 — ранга вариантов. Сообщества, составляющие основу растительного покрова островов, представляют 3 класса, характерных для Арктики и субальпийского и альпийского поясов бореальной зоны. К классу Betulo ermanii-Ranunculetea acris отнесены сообщества *Trollius riederianus* и *Sorbus sambucifolia*, к классу Loiseleurio—Vaccinetea — ассоциации Artemisio arcticae—Arnicetum unalaschcensis и Vaccinio uliginosae—Empetretum nigrae, к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae — ассоциации Plantagi macrocarpae—Baeothryetum cespitosum. Установлено большое сходство сообществ класса Loiseleurio—Vaccinetea, зональных для Командор, с альпийской растительностью южной Камчатки и северных Курил. Эти сообщества существенно отличаются от тундровой растительности Чукотки, Аляски и Алеутских островов. Авторы подтверждают принадлежность Командорских островов к океаническому сектору субарктической подзоны в схеме геоботанического районирования. Материалы и выводы, обсуждаемые в докладе, опубликованы в 11-м номере Ботанического журнала за 2004 г.

На декабрьском заседании **А. В. Галанин** (Ботанический сад-институт ДВО РАН) и **А. В. Беликович** (БПИ ДВО РАН) предложили на обсуждение 2 доклада: «Даурская экспедиция 2004 г. (фитогеографические районы Даурии)» и «Геоботанический областной заказник „Горная Степь" (Читинская область)». **А. В. Галанин** рассказал о результатах экспедиции в истоки р. Амур, совершенной по программе комплексного изучения бассейна р. Амур. Полевой отряд из 8 специалистов Ботанического сада-института ДВО РАН, БПИ ДВО РАН и БИН РАН совместно с Сохондинским биосферным заповедником исследовал 13 административных районов южной части Читинской обл. По итогам экспедиции проведено предварительное районирование Даурии, обосновано выделение Даурии как ботанико-географической подобласти. В пределах Забайкалья выделено 5 провинций: Даурия Нерчинская, Аргунская, Ононская, Яблоновая, Южная (Восточно-Монгольская). Экспедицией собрано свыше 10 тыс. листов гербария сосудистых растений, составлены геоботанические картосхемы и профили. Проведенное районирование во многом уточняет ботанико-географическое районирование северной части Центральноазиатской ботанической подобласти В. И. Грубова (1959) и флористическое районирование, приводимое в сводке «Флора Центральной Сибири» (1979). Впервые в качестве особой провинции выделена Нерчинская Даурия. Участники экспедиции также склоняются к мысли выделить и Селенгинскую Даурию, чему собираются посвятить специальные полевые исследования.

А. В. Беликович рассказала о ведущихся работах по инвентаризации флоры и растительности первого в Читинской обл. геоботанического областного заказника «Горная Степь». Эта особо охраняемая природная территория (ООПТ) была создана первоначально решением исполкома Кыринского р-на, а в 2003 г. — специальным указом администрации Читинской обл. по представлению геоботаников БПИ и БСИ ДВО РАН. Здесь охраняются уникальные растительные комплексы, не представленные ни в одном заповеднике России — даурская «прерия» (лугостепь) и так называемые «харганаты» — заросли кустарников (спирей, шиповников, крушины) с включением низкорослых ильмов (крупнолистного, японского, приземистого). ООПТ расположена на границе России и Монголии, на южном макросклоне Онон-Бальджинского хр. в 8 км от р. Онон. С 2003 г. работы по охране и исследованию этого участка курирует Сохондинский биосферный заповедник. Маркированы границы заказника, построен кордон, территория полностью изъята из сельскохозяйственного использования, прежде всего освобождена от выпаса скота.

Летом 2004 г. с помощью аспирантки **Е. О. Головиной** (БИН РАН) и студентки **Е. Н. Роенко** (ВГУЭС, г. Находка) начато детальное описание растительного покрова и выявление флоры заказника. Вероятно, в будущем ООПТ будет включена в Сохондинский биосферный заповедник как отдельный горно-степной кластер.

Е. А. Беляев (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) на майском заседании сделал сообщение на тему «Новый для флоры России вид дуба и другие флористические новинки в западных районах юга Приморья». Материалы получены в период 2002—2003 гг. в ходе выполнения программы «Наземные членистоногие редких растительных сообществ Приморского края». Обнаружение популяции нового для флоры России вида дуба — *Quercus wutaishanica* Mayr (= *Quercus liaotungensis* Koidz.) — можно считать уникальной флористической новинкой. Небольшие массивы этого дуба найдены автором в 3 пунктах Октябрьского и Уссурийского районов. В ходе сообщения обсуждены морфологические и экологические отличительные признаки *Q. wutaishanica* от близкого вида *Q. mongolica*, а также обращено внимание на различия этих видов в сезонном развитии. Вид имеет очень узкое и локальное распространение по северным отрогам Борисовского плато. Доложенные материалы опубликованы в Ботаническом журнале.

Во второй части сообщения автором были высказаны соображения по поводу систематической принадлежности соены, формирующей сосновые леса в центральной части Борисовского плато. Деревья в обследованных массивах отличаются от других приморских видов сосен более темной окраской ствола без примеси красных тонов, более длинной хвоей и в среднем очень крупными шишками. По внешнему виду они почти идентичны изображениям *Pinus tabuliformis* Carr. из «Flora Sinica», в том числе имеют идентичные по форме крылатки семени, расширенные в вершинной части, а не у основания, как у *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. и *Pinus sylvestris* L. По китайским источникам *P. tabuliformis* почти достигает западных границ Приморского края. Принимая во внимание, что в число синтипов, послуживших основанием для описания *Pinus funebris* Kom., входят образцы в территории Борисовского плато, встает вопрос о возможной конспецифичности *P. tabuliformis* и *Pinus funebris*.

Т. Н. Близнюк (Амурский ботанический сад-филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Благовещенск) на ноябрьском заседании представила доклад по результатам своих исследований флоры Норского государственного природного заповедника (Амурская обл.). Составлен конспект сосудистых растений, встречающихся на территории заповедника (513 видов), установлены места локализации редких и «краснокнижных» видов, определены мероприятия для их эффективной охраны. Обсуждаемая работа рекомендована к оформлению в качестве диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

Уже по сложившейся давней традиции в конце года (21 декабря) были проведены очередные 58-е Комаровские чтения. Было зачитано 5 докладов: **А. В. Галанин** (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) — «Ботанико-географическое районирование Даурии»; **С. Д. Шлотгауэр** (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск) — «Специфика флоры государственного природного заповедника „Джугджурский”»; **В. П. Селедец** (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток) — «Экологические ареалы видов растений во Внутренней Азии и на Тихоокеанском побережье России: сравнительный анализ»; **М. В. Крюкова** (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск) — «Сосудистые растения водоемов муссонной области (на примере

Нижнего Приамурья)»; **Е. В. Жабыко** (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) — «Классификация и ординация лесной растительности Уссурийского заповедника». Зачитанные доклады подготовлены в очередное издание «Комаровских чтений».

Опубликован 50-й выпуск Комаровских чтений (Комаровские чтения. Вып. 50. Владивосток: Дальнаука, 2004. 176 с.), в который включены доклады, прочитанные на 55-х Комаровских чтениях, состоявшихся 17 декабря 2001 г.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 10)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

Gagea bezengiensis Levichev **sp. nov.** 1586
Gagea eleonorae Levichev **sp. nov.** 1587
Gagea menitskyi Levichev **sp. nov.** 1588
Gagea quasitenuifolia Levichev **sp. nov.** 1589
Gagea reticulata (Pall.) Schult. et Schult. f. **var. pascualis** Levichev **var. nov.** 1590
Gagea Salisb. sect. *Gagea* **ser. Monticolae** Levichev **ser. nov.** 1591
Gagea chanae Grossh. **var. oppressa** Levichev **var. nov.** 1591
Gagea pineticola Klokov f. praeciosa (Klokov) Levichev comb. et stat. nov. 1591

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 10)

Page

Gamalei Yu. V., Pakhomova M. V., Batashev D. R., Razumovskaya A. V., Voitsekhovskaja O. V., Scheremetjev C. N. Symplastic and apoplastic dicotyledons 1473
Zhuravleva E. N., Ipatov V. S. Interrelations between plant species in boggy pine forests in the North-Western Russia. 2. The alternative variability 1486
Anisimova G. M., Shamrov I. I., Yakovleva O. V. Ovule, seed and heterospermy in *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) 1499

COMMUNICATION

Arnautova E. M. Morphological structure of gametophytes of the order *Pteridales* . . . 1517
Glazkova E. A. *Bidens frondosa* (*Asteraceae*), a new adventive species for the flora of North-West Russia and the history of its spreading in East Europe 1525
Mochalova O. A. The flora and vegetation of the Berendzhinskie thermal springs (northern coast of the Sea of Okhotsk) 1541
Bogolyubov A. G., Yuschenkova L. N., Kuzmina Ek. Yu., Yarmishko M. A. Species dynamics of lower layers of the spruce community of the Piceeta composita group . 1548
Voronin V. I., Razmakhnina T. B. *Artemisia rutifolia* (*Asteraceae*), a new indicator of long-term dynamics of atmospheric humidifying 1565

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tatanov I. V. The genus *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) in the flora of the Caucasus . . . 1573
Levichev I. G. New taxa of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) in the flora of the Caucasus . . 1580

FLORISTIC RECORDS

Vinogradova K. L., Shtrik V. A. Additions to the marine algae flora of the northern Seas of Russia 1593
Egorova T. V. New and rare species of *Cyperaceae* family to the flora of the Caucasus . 1599
Ivanykina T. V. New floristic records in Blagoveschensky Preserve (Amur Region) . . 1603
Lazkov G. A., Illarionova I. D. *Silene gubanovii*, a new species of the genus *Silene* (*Caryophyllaceae*) for Kazakhstan flora 1607

CHROMOSOME NUMBERS

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V., Varaksin G. S., Jankovska V. Chromosome numbers of some coniferous species 1611

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Ipatov V. S., Kamelin R. V., Sumina O. I., Yurkovskaya T. K. Vladislav Ivanovich Vasilevich (to the 70th birthday) 1613

OBITUARIES

Beljakova R. N., Vasilevich V. I., Gall Ya. M., Neshataeva V. Yu., Shustov M. V., Yuschenkova L. N. In memoriam: Alexander Grigorievich Bogoljubov (1954—2005) 1624

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Grigorjevskaya A. Ya., Khlysova N. Yu. *I. A. Gubanov, I. M. Kalinichenko, A. V. Scherbakov.* Flora of the Middle Russia: annotated bibliography. The first addition. Moscow, 2002, 60 p. 1631

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Man'ko Yu. I., Verkholat V. P. The Primorye Branch of the Russian Botanical Society in 2004 1633
Index of new plant names 1638

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 10)

Стр.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Баташев Д. Р., Разумовская А. В., Войцеховская О. В., Шереметьев С. Н. Симпластные и апопластные двудольные . . . 1473

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 2. Альтернативная изменчивость 1486

Анисимова Г. М., Шамров И. И., Яковлева О. В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) 1499

СООБЩЕНИЯ

Арнаутова Е. М. О морфологии гаметофитов представителей порядка *Pteridales* . 1517

Глазкова Е. А. *Bidens frondosa* (*Asteraceae*) — новый адвентивный вид флоры Северо-Запада России и история его расселения в Восточной Европе 1525

Мочалова О. А. Флора и растительность Беренджинских термальных источников (северное побережье Охотского моря) 1541

Боголюбов А. Г., Ющенкова Л. Н., Кузьмина Ек. Ю., Ярмишко М. А. Динамика видов нижних ярусов елового сообщества из групы Piceeta composita 1548

Воронин В. И., Размахнина Т. Б. *Artemisia rutifolia* (*Asteraceae*) — новый индикатор долговременной динамики атмосферного увлажнения 1565

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Татаиов И. В. Род *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) во флоре Кавказа 1573

Левичев И. Г. Новые таксоны рода *Gagea* (*Liliaceae*) во флоре Кавказа 1580

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Виноградова К. Л., Штрик В. А. Дополнения к флоре водорослей северных морей России 1593

Егорова Т. В. Новые и редкие виды семейства *Cyperaceae* для флоры Кавказа . . . 1599

Иваныкииа Т. В. Флористические находки в Благовещенском заказнике (Амурская область) 1603

Лазьков Г. А., Илларионова И. Д. *Silene gubanovii* — новый вид рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) для флоры Казахстана 1607

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Седельникова Т. С., Пименов А. В., Вараксии Г. С., Янковска В. Числа хромосом некоторых видов хвойных 1611

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Ипатов В. С., Камелин Р. В., Сумииа О. И., Юрковская Т. К. Владислав Иввнович Василевич (к 70-летию со дня рождения) 1613

ПОТЕРИ НАУКИ

Белякова Р. Н., Василевич В. И., Галл Я. М., Нешатаева В. Ю., Шустов М. В., Ющенкова Л. Н. Памяти Александра Григорьевича Боголюбова (1954—2005) 1624

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Григорьевская А. Я., Хлызова Н. Ю. *И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, А. В. Щербаков.* Флора Средней России: аннотированная библиография. Первое дополнение. М., 2002. 60 с. 1631

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Манько Ю. И., Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 2004 году 1633

Указатель новых названий растений 1638